Th. Ashley Goltz

Herrn Director Prof. Dr. Freiherrn v. d. Goltz,
Geh. Reg. Rath, in vorzüglicher Hochachtung und
Dankbarkeit
vom Verf.

Bot.

Umschlag mit einbinden
Stahlbleiwand [illegible]

Pflanzen-Physiologie

von

Dr. Fritz Noll.

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Abdruck

aus dem

Lehrbuch der Botanik

für Hochschulen

von

Prof. Dr. Eduard Strasburger,
Dr. Fritz Noll, Dr. Heinrich Schenk,
Prof. Dr. A. F. W. Schimper.

Zweite umgearbeitete Auflage.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
1895.

88269
16/1/08.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Zweite Abtheilung.

Physiologie.

Die Pflanze ist wie das Thier ein lebendes Wesen. Meist aus winzigen und höchst einfachen Anfängen entstehend, aus inneren Ursachen sich vergrössernd und in bestimmter Weise sich gestaltend, vollendet sie einen angeerbten Entwickelungsgang. Umgeben von einer Welt, die stofflich sehr verschieden ist vom eigenen Körper, erzeugt sie ihre besonderen Baustoffe aus den ihr gebotenen Rohstoffen. Sie ist dabei befähigt, die zu ihrem Leben günstigste Lage und Richtung ihrer Körpertheile durch selbständige Bewegungen aufzusuchen. Wie alles Lebendige ist auch der Pflanzenkörper rasch vergänglich, aber ungeachtet der begrenzten Lebensdauer und Zahl der Individuen wird das Fortbestehen und die Ausbreitung der Arten ermöglicht durch Erzeugung gleicher Nachkommen.

Ernährung, selbstthätig gestaltendes Wachsthum, Bewegungsvermögen und Fortpflanzung sind neben der Athmung die auffälligsten Erscheinungen, welche die Pflanze als lebendiges Wesen kennzeichnen und von leblosen Körpern scharf trennen.

Wie das Leben der einfachsten bestehenden Pflanzenarten uns zeigt, ist ein einzelliges Wesen zu allen diesen Lebensäusserungen befähigt. Bei Pflanzen jedoch, welche sich aus vielen Hunderten oder Tausenden von Zellen dreidimensional zusammensetzen, können die einzelnen Zellen schon aus räumlichen Gründen unmöglich in einem gleichartigen Verhältniss zur Aussenwelt stehen. Die Zellen im Innern des Zellenkörpers müssen da unter ganz andern Verhältnissen leben als die, welche mit der Aussenwelt in unmittelbarer Berührung und in directem Austausch stehen. Demgemäss müssen die verschieden gelagerten Elemente sich auf eine verschiedene Lebensweise einrichten. Sie müssen in verschiedener Art thätig sein oder, wie man sagt, sich differenziren.

Die derart nothwendig gewordene Arbeitstheilung hat zur Ausbildung äusserer Organe und innerer Structuren geführt, welche in überraschender Weise ihre Aufgaben im Dienste der ganzen Pflanze zu lösen im Stande sind. Je nach den Verwandtschaftskreisen sind die Einrichtungen zwar sowohl in der Form als auch in der Wirkungsweise etwas verschieden; bei allen Pflanzen haben sich aber diejenigen Organe, welchen gleiche Verrichtungen zukommen, den leistungsfähigsten Formen so genähert, dass beispielsweise Wurzeln und Blätter der allerverschiedensten Pflanzen ähnliche Grundformen zeigen. Das beweisen schon die ganz allgemeinen Bezeichnungen „Blatt", „Wurzel", „Stamm" und „Blüthe", deren einheitliche Bedeutung noch unbefangener im Volksmunde zum Ausdruck kommt als in der botanischen Fachsprache, welche diese Begriffe aus formalen Gründen nachträglich schärfer umgrenzt und eingeschränkt hat.

Das ähnliche Aussehen und der ähnliche innere Bau deuten aber auf Functionen und Aufgaben, welche den Organen gemeinsam sind; die durchgängigen Abweichungen, die sich dabei in Gestalt und Ausbau zwischen ungleichnamigen Organen — wie Blatt und Wurzel — geltend machen, weisen andererseits auf eine verschiedene specifische Wirksamkeit derselben für die Pflanze hin. Es liegt also schon in der verschiedenen morphologischen und anatomischen Ausbildung ein unverkennbarer Hinweis, dass die Organe einer Function wegen da sind und dass sie nicht zufällige Ausgestaltungen des Pflanzenkörpers darstellen.

Die Eigenschaften und Verrichtungen der Organe wie auch der einzelnen Zellen bilden den Gegenstand für das physiologische Studium der Pflanzen. Es leuchtet aber ein, dass die Physiologie nur auf der Grundlage der Kenntnisse vom äusseren und inneren Bau der Pflanzen verständlich wird, ebenso wie der Gang und die Leistungen einer Maschine erst durch die Bekanntschaft mit ihrer Construction erklärlich werden. Aeussere und innere Morphologie erhalten andererseits durch die Physiologie einen tieferen Sinn und eine geistige Bedeutung.

Es liegt in der Natur der Sache, dass die Physiologie zunächst die übereinstimmenden Momente in der Mannigfaltigkeit der Einzelerscheinungen aufsuchen muss, welche eben dadurch wesentliche functionelle Bedeutung verrathen. Umgekehrt muss die Systematik gerade die Abweichungen, also die Stammeseigenheiten verwerthen, welche sich daneben geltend machen, weil gerade sie von der grössten Wichtigkeit für die Erkenntniss der Verwandtschaften sind. So genügt es für das physiologische Verständniss der Blüthen zu wissen, dass sie die Organe der sexuellen Fortpflanzung bei den höheren Pflanzen sind; es genügt zu wissen, dass die männlichen Zellen in Staubblättern ausgebildet werden, welche sich irgendwie öffnen und die Pollenkörner frei legen; dass die weibliche Zelle, in Samenanlagen eingeschlossen, durch die erreichte Vereinigung mit der männlichen Zelle zum

Embryo, also zu einer jungen Pflanze heranwächst. Diese wichtigen Thatsachen sind bei allen Blüthen dieselben; verschieden ist nur deren besondere Ausgestaltung.

Physikalische und vitale Eigenschaften der Pflanzen. Allgemeine Lebensbedingungen.

Abgesehen von den mehr oder minder flüssigen Entwickelungsstadien einiger niederer Organismen, wie sie als Amöben und Plasmodien der Myxomyceten (p. 43) erwähnt wurden, haben wir es bei den Pflanzen, trotz des hohen Wassergehalts, mit festen Körpern zu thun. Die physikalischen Eigenschaften der festen Körper im Allgemeinen kommen demnach auch bei dem Pflanzenkörper zur Geltung. Schwere, Festigkeit, Elasticität, Leitungsfähigkeit für Licht, Wärme, Elektricität u. s. w., das sind Eigenschaften, welche der Pflanzenkörper mit andern, auch den leblosen Körpern gemein hat. So wichtig diese Eigenschaften nun auch für das Bestehen und für das Leben der Pflanze zum Theil sind, so bedingen sie doch noch nicht das Leben selbst.

Die Lebenserscheinungen sind ausschliesslich an das lebendige Protoplasma gebunden. Keine andere Substanz zeigt auch nur ähnliche merkwürdige und mannigfaltige Erscheinungen, die sich mit dem Leben vergleichen liessen. Da die Physik und die Chemie sich absichtlich darauf beschränkt haben, die Eigenschaften der leblosen Körper zu untersuchen, so wäre es natürlich ein fruchtloses Beginnen und ein Verkennen der Sachlage, die Lebenserscheinungen lediglich aus Befunden an leblosen Körpern, also aus sogenannten physikalischen und chemischen Gesetzen erklären zu wollen. Die physikalischen Eigenschaften der Luft, des Wassers, des Glases und einiger Metalle, die man bisher zu physikalischen Apparaten verwandt hat, können niemals Erscheinungen wie die Ernährung, die Athmung, das Wachsthum, Reizbewegungen und Fortpflanzung erklären; es wäre eigentlich überflüssig das hervorzuheben, wenn man nicht von Zeit zu Zeit in jenen Irrthum verfallen wäre, das ganze Leben aus bekannten physikalisch-chemischen Erscheinungen erklären zu wollen.

Die Lebenserscheinungen können nur an lebenden Wesen studirt und ergründet werden und zwar durch sorgfältige Beobachtungen und kritisch angestellte Versuche. Dabei bleibt natürlich stets festzustellen, in wie weit rein physikalische und chemische Eigenschaften, die allen Körpern jederzeit zukommen, bei den Lebenserscheinungen mitspielen und der Lebensführung dienstbar gemacht sind. Der Einblick in rein physikalische und chemische Vorgänge innerhalb des Organismus erscheint aber ganz besonders wünschenswerth, weil es sich dabei um Erscheinungen handelt, mit denen wir hinsichtlich ihrer Ursache und Wirkung besser vertraut sind. Bei den eigentlichen Lebenserscheinungen ist das aber durchaus nicht der Fall. Es ist bei diesen von vorn herein gar nicht abzusehen, welche Folgen eine bestimmte Einwirkung haben wird. Setzen wir das freie Ende eines biegsamen Stabes in horizontaler Lage dem Einfluss der Schwerkraft aus, so wird sich derselbe unter seinem Gewicht bis zu einem bestimmten Punkte abwärts biegen. Dasselbe thut jeder Pflanzentheil auch und bei toten Pflanzentheilen, z. B. dürren Stengeln, bleibt es dabei. Haben wir zu dem Versuche jedoch einen lebendigen, wachsenden Stengel benutzt, dann zeigt sich in diesem eine Wirkung der Schwerkraft, welche im Vergleich zu ihrer rein physikalischen

Wirkungsweise durchaus überrascht: Der wachsende Theil des Stengels krümmt sich und richtet sich durch eigene Thätigkeit wieder auf, er bewegt sich dem Zug der Schwere gerade entgegen. Machen wir den Versuch mit einer Pfahlwurzel, so wird diese dem Zuge der Schwerkraft bis zur senkrechten Lage scheinbar folgen, ein Rhizom dagegen würde seine wachsende Spitze unter allen Umständen wagerecht einstellen, wenn es durch sein Gewicht aus der Horizontalen gesunken wäre.

Bei diesen drei Versuchen waren die physikalischen Bedingungen jedesmal die gleichen: Die Erdschwere wirkte auf einen biegsamen Pflanzentheil. Das Resultat fiel aber so verschieden wie nur möglich aus.

Die Erklärung für dieses auffällige Verhalten ist darin zu suchen, dass die Schwerkraft nicht bloss physikalisch auf die lebendige Substanz einwirkt, indem sie deren Gewicht veranlasst, sondern ausserdem noch in eigener Weise als ein Reiz, welcher innere Kräfte des Pflanzenkörpers zur Auslösung bringt. In unseren Versuchen sind es die das Wachsthum verursachenden Vorgänge und Kräfte, welche durch die Schwerkraft local gefördert oder gehemmt werden und so eine Wirkung hervorbringen, die mit der bekannten physikalischen Wirkungsweise derselben weder qualitativ noch quantitativ in einem erkennbaren Zusammenhang steht. Die lebendige Substanz wird von Reizwirkungen beherrscht; ihre eigenartige Reizbarkeit ist ihre wichtigste Eigenschaft, denn die Reizbarkeit allein ermöglicht das, was wir Leben nennen.

Unter Reizbarkeit versteht man aber den uns im Einzelnen unbekannten, jedoch sicher vorhandenen causalen Zusammenhang zwischen einer gewissen Einwirkung und der eigenartigen lebendigen Rückwirkung des Organismus. Verschiedenartigkeit von Einwirkung und Rückwirkung liegt ja auch beim Gebrauche unserer Dampfmaschinen und Feuerwaffen vor. Der geringe Fingerdruck beim Abfeuern eines Geschützes steht mit den zerschmetternden Wirkungen des Geschosses ebenso wenig in qualitativer und quantitativer Relation, wie die augenblickliche kleine Mühe des Hahnöffnens bei der Locomotive mit der stundenlang dauernden Fortbewegung eines schweren Güterzuges. An einer ungeheizten Maschine ist die Arbeit des Hahnöffnens ohne Wirkung; nur durch die Auslösung der in dem Maschinenkessel vorhandenen Spannkräfte erhält dieser Eingriff die erwähnten grossartigen Folgen. Bei unseren Apparaten kennen wir den inneren Zusammenhang zwischen der äusseren Einwirkung und deren Folgen; bei den Reizwirkungen des Protoplasmas kennen wir ihn nicht, denn die im Plasma sich abspielenden Auslösungen bleiben auch dem bestbewaffneten Auge unsichtbar. Wir haben aber trotzdem keine Veranlassung zu der Annahme, dass der innere Zusammenhang zwischen Reizursache und Reizwirkung in dem Plasma durch Vorgänge bewirkt würde, die der Materie sonst fremd sind und die sie erst unter dem Einfluss einer besonderen Kraft, der „Lebenskraft", entfalten könnte. Früher glaubte man einmal, nicht nur die Lebensäusserungen, sondern auch die Stoffbildung in den Lebewesen der Wirkung einer besonderen Lebenskraft zuschreiben zu müssen. Dieser Anschauung haben aber schon die Fortschritte der Chemie theilweise den Boden entzogen (vgl. p. 5). Ganz abgesehen davon, dass auch die Lebensäusserungen die Annahme einer Lebenskraft heutzutage durchaus nicht verlangen, brächte es vielmehr die allergrössten Schwierigkeiten mit sich, die unendliche Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen auf die Aeusserung einer einzigen „Kraft" zurückzuführen.

Wenn wir aber auch dazu kommen, eine besondere Lebenskraft aus der Physiologie auszuschliessen und nur Wirkungen anzunehmen, die der

Materie an sich zukommen, so müssen wir doch der ganzen Eigenart der Lebenserscheinungen insofern Rechnung tragen, als wir eine eigenthümliche innere Structur der lebendigen Substanz annehmen, die so beschaffen ist, dass sich gewisse Einwirkungen und Zustände mit bestimmten Lebensäusserungen irgendwie causal verketten. Es sind also jene besonderen reizbaren Structuren, welche das lebendige Protoplasma von den übrigen Körpern unterscheidet und welche auch die fundamentale Verschiedenheit zwischen lebendigem und totem Plasma bedingen. Dieser Annahme stehen aber keinerlei Bedenken entgegen, zumal schon einfachere chemische Körper, ja chemische Elemente, wie Schwefel, Phosphor u. a. in verschiedenen „Modificationen" mit grundverschiedenen Eigenschaften auftreten können. Bei lebendigen Organismen haben wir es mit einer reizbaren oder lebendigen Modification der plasmatischen Substanz zu thun, und die Aufgabe der Physiologie besteht hauptsächlich darin, die Eigenschaften und Aeusserungen dieser lebendigen Modification plasmatischer Substanzen zu erforschen.

Diese Eigenschaften und Aeusserungen sind so eigenartig, dass sie eine tiefe Kluft zwischen der lebendigen und der gesammten übrigen Materie schaffen und dass wir uns keinerlei Vorstellung machen können, wie auf unserem ehedem feuerflüssigen Planeten die lebendige Substanz aus lebloser Materie entstanden ist. Die Annahme einer Descendenz gestattet uns zwar, die Entstehung des Lebens auf der Erde in geologische Zeitalter zurückzuversetzen, von denen uns wohl Jahrmillionen trennen und von deren Charakter und Schöpfungsbedingungen wir keine Ahnung haben können. Das aber können wir im Hinblick auf die Eigenschaften der lebendigen Substanz doch wohl behaupten: Die äusseren Lebensbedingungen können damals von den heute auf dem Erdballe herrschenden nicht allzu verschieden gewesen sein; denn es ist eine höchst merkwürdige Eigenthümlichkeit der lebendigen Materie, dass ihre Lebensthätigkeit, ja ihre ganze Existenz, nur zwischen auffallend engen Grenzen kosmischer Einwirkungen möglich ist. Innerhalb eines Spielraums von etwa 60° C. erhält sich nur die Lebensfähigkeit des pflanzlichen Plasmas; in noch viel engeren Grenzen bewegt sich seine volle Lebensthätigkeit. Ein Zuviel von Licht vernichtet sein Leben wie ein Zuwenig von Wärme, und es genügen unwägbare Mengen von gewissen sogen. giftigen Stoffen, um in einem Augenblicke jenen geheimnissvollen Bau unwiederbringlich zu zertrümmern, in dem doch die Fähigkeit schlummert, unter günstigen Umständen ganze Welten zu bevölkern.

Trägt die lebendige Pflanze nun auch vornehmlich in sich selbst die Bedingungen für die Art ihrer Lebensäusserungen, so ist sie doch auch durch enge Wechselbeziehungen mit ihrer Umgebung verknüpft und ganz und gar abhängig von deren Zustand. Die Aussenwelt liefert nicht nur die stoffliche Grundlage für den Pflanzenkörper, sondern spendet auch in Form von Bewegung, zumal in Licht- und Wärmeschwingungen, Energie, welche in mannigfachen Vorgängen im Getriebe des Lebens wieder verbraucht wird; die Einwirkungen der Aussenwelt bilden zudem die Reizursache, auf welche das pflanzliche Plasma ständig mit Lebensäusserungen reagirt. Diese äusseren Einwirkungen werden aber, wie erwähnt, nur bei bestimmter und eng begrenzter Intensität dem Leben nutzbar gemacht. Die untere Grenze für ihre Wirksamkeit bezeichnet man als das Minimum, die obere als das Maximum, und hebt denjenigen Intensitätsgrad als das Optimum noch besonders hervor, unter dessen Einwirkung eine bestimmte Lebenserscheinung ihren Höhepunkt erreicht (vgl. auch p. 203). Für die verschiedenen Lebensvorgänge innerhalb einer Pflanze und für verschiedene Pflanzen sind diese sogenannten „Cardinalpunkte" aber meist verschieden.

So verlangen gewisse Pflanzen zu ihrem vollen Gedeihen das ungeschwächte Sonnenlicht; andere dagegen, die sogen. Schattenpflanzen, kommen nur im gedämpften Lichte des Waldesschattens zu voller Entwicklung. Das Lichtbedürfniss wechselt aber nicht nur bei verschiedenen Pflanzenarten und innerhalb einer Art auch wieder individuell, sondern es kann bei demselben Einzelwesen sich das Optimum der Lichtwirkung verschieben. Viele der tropischen Culturpflanzen verlangen z. B. während ihrer Jugend Schatten und müssen daher durch besonders angepflanzte schattenspendende Bäume (Albizzia moluccana u. a.) zunächst geschützt werden, während sie später die volle Tropensonne vertragen oder gar nöthig haben.

Bei niederen Temperaturen, die um den Gefrierpunkt des Wassers liegen, tritt bei den meisten Pflanzen eine Tötung durch Erfrieren ein. Empfindliche Pflanzen können schon erfrieren bei Temperaturen über 0° und bevor es in ihren Geweben zur Eisbildung kommt. Andere dagegen ertragen selbst die Eisbildung in ihrem Innern, die aber stets nicht in den Zellen selbst, sondern in den Intercellularräumen beginnt und fortschreitet auf Kosten des sich mehr und mehr concentrirenden Zellsaftes. Daher tritt die Eisbildung auch erst bei Temperaturen unter Null ein und schreitet mit zunehmender Kälte nur allmählich weiter fort.

I.

Die Festigung des Pflanzenkörpers.

Eine der wichtigsten und nothwendigsten physikalischen Eigenschaften des Pflanzenkörpers ist seine Festigkeit, denn ohne Festigkeit ist keine bleibende Gestaltung möglich. Die Pflanzen, welche sich bei der zierlichsten Ausgestaltung und Gliederung ihrer Organe bis zu gewaltigen Höhen erheben und sich dabei in der Luft frei ausbreiten, sind aber ganz besonders auf die Festigung ihres Körpers angewiesen, weil es bei ihnen auf ein starres Festhalten der einmal gewonnenen Lage ankommt. Das Vermögen, nach gewaltsamen Störungen durch selbständige Bewegungen in die günstigste Lage zurückzukehren, ist bei einem Baum oder Strauch, ja schon bei erstarkenden Kräutern, auf die äussersten wachsenden Zweigspitzen beschränkt.

Welche Ansprüche an die Festigkeit und den Zusammenhalt der Theile bei Pflanzen gestellt werden, das leuchtet sofort ein, wenn man sich beispielsweise einen Roggenhalm vergegenwärtigt, welcher aus Hunderttausenden einzelner kleiner Bausteine (der Zellen) zusammengesetzt, bei einer Höhe von 1500 mm kaum 3 mm Durchmesser an seiner Basis erreicht. Bis zu 3000 mm erheben sich die schlanken Schäfte des Pfeilrohrs bei einer Grundfläche von nur 15 mm Durchmesser. Die Höhe des Pfeilrohrs beträgt das 200fache, die des Roggenhalms gar das 500fache des Grunddurchmessers. Gegen diese Verhältnisse sind aber unsere höchsten und schlanksten Bauten, wie die Fabrikschornsteine, äusserst plumpe Gestalten, denn bei ihnen beträgt die Höhe nur das 12—17fache des Basaldurchmessers. Dabei trägt aber der Roggenhalm an seiner Spitze noch die schwere Last der Aehre, der schlanke Palmstamm die schweren und im Winde noch wie Segel wirkenden Blätter, welche bei der Lodoicea Sechellarum 7 m Länge und 3—4 m Breite erreichen, bei der Palme Raphia taedigera aber gar 20 m lang und bis 12 m breit werden können. — Wenn freistehende Pflanzen die absolute Höhe hoher Bauwerke erreichen, dann lassen sich freilich, wie

die Beispiele von Eucalypten und Sequoien zeigen, auch bei ihnen die Verhältnisse jener Grashalme nicht mehr verwirklichen.

Zudem kommt es bei den Pflanzen nicht auf die starre Unbeweglichkeit an wie bei den Werken menschlicher Architektur, und sie besitzen eine Eigenschaft, die wir unseren Bauten nicht geben, schon weil wir sie ihnen in dem Maasse nicht zu verleihen vermögen; das ist die ausserordentliche Elasticität. Der Roggenhalm weicht der Gewalt des starken Windes aus, indem er seine Spitze bis zum Boden herabbeugt, er schnellt aber in die frühere Lage zurück, wenn die Wirkung des Windes aufhört. Die technischen Leistungen des Pflanzenkörpers sind also einzig in ihrer Art und sie sind höchst vollkommen für deren Bedürfnisse. Von dem festen und zugleich elastischen Baumaterial, welches die Pflanze sich herstellt, macht ja auch die Technik aller Völker den ausgedehntesten Gebrauch, indem sie Holz zu Stützen und Trägern, Bastfasern zu Fäden und Tauen verwendet.

Anders als bei holzigen harten Stämmen und Stengeln wird die Festigkeit bei jungen Pflanzentheilen und bei jenen, zumal niederen Pflanzen zeitlebens erreicht, in denen die festen und elastischen Holz- und Sklerenchymfasern fehlen. Der Hauptbestandtheil (oft 90 und mehr Procent) dieser Pflanzentheile ist flüssiges Wasser, das einzig Feste an ihnen sind die äusserst zarten, dünnen Membranen. Derartige Pflanzentheile erreichen aber trotzdem eine ansehnliche Festigkeit und Elasticität und zwar durch die elastische Spannung dieser Membranen.

Der Turgor. Wenn Luft oder Wasser in einen elastischen Schlauch z. B. einen Gummischlauch unter hohem Druck eingepresst werden, dann dehnt sich die Wand desselben, der Schlauch wird länger und dicker. Dabei ist der vorher schlaffe Schlauch um so steifer und fester geworden, je höher der Innendruck und je elastischer und dünner seine Wandung ist. Auf solchem Zusammenwirken elastischer Wandungen mit dehnenden Kräften beruht auch die Festigkeit und Elasticität der dünnwandigen Pflanzenzellen und aller aus solchen Zellen zusammengesetzten Organe. Die Cellulosewand der parenchymatischen Zellen ist trotz ihrer Zartheit äusserst fest, aber auch elastisch dehnbar; sie ist daher im Stande, die mechanischen Eigenschaften des eben betrachteten Gummischlauches anzunehmen, sobald ein starker Innendruck sie spannt. Dieser Innendruck ist nun in der That vorhanden, und es ist nur die Frage: Wie kommt er in der ringsum geschlossenen Zelle zu Stande? Um das zu verstehen, müssen wir uns der vom Botaniker Dutrochet 1823 zuerst untersuchten, später zumal von Pfeffer und de Vries genauer studirten physikalischen Erscheinung der Diosmose erinnern. Wir wollen uns dabei an die gegebenen einfachen Wahrnehmungen halten und hier von den neueren theoretischen Anschauungen absehen, wonach der osmotische Druck gleich dem Gasdruck durch den Stoss der bewegten isolirten Molecüle bezw. der Jonen gegen die Wände erklärt werden soll. Wir nehmen also an, die Diosmose beruhe einfach darauf, dass sich die kleinen Theilchen fester Körper und ihrer Lösungsmittel anziehen. Sie beruht also auf den molecularen Anziehungen, welche überhaupt feste Körper in Lösungen überführen und welche es bewirken, dass sich der gelöste Stoff im Lösungsmittel gleichmässig vertheilt.

Wird daher zwischen zwei Lösungen ungleicher Concentration oder, was auf dasselbe hinausläuft, zwischen eine Lösung und das reine Lösungsmittel eine Trennungswand gestellt, welche für beide Theile durchdringbar oder permeabel ist, so erfolgt die Anziehung und Bewegung der beiden Stoffe durch die Wand hindurch. Ist nun die trennende Wand für einen der beiden Stoffe leichter durchdringbar als für den andern, so wird dieser eine in

grösserer Menge durchwandern als der andere. Falls die Trennungswand nur für einen der beiden Stoffe permeabel, für den andern aber undurchlässig ist, so wird ausschliesslich der durchgelassene Stoff durch die Wand zu dem zurückgehaltenen sich bewegen. Eine mit concentrirter Kochsalzlösung gefüllte und in reines Wasser eingetauchte Schweinsblase lässt das Wasser rascher einströmen als die Kochsalztheilchen nach aussen treten. Die Folge ist ein erheblicher Ueberdruck in der geschlossenen Blase, welcher dieselbe prall auftreibt und den vorher schlaffen faltigen Sack zu einem sehr harten Gebilde macht.

Der hier von der Kochsalzlösung erzeugte Innendruck wird in den Pflanzenzellen bedingt durch die im Zellsaft aufgelösten Stoffe, also vornehmlich durch organische und anorganische Säuren und Salze sowie Zuckerarten. Von diesen im Zellsafte gelösten Körpern lässt das lebendige Protoplasma nichts nach aussen durch — mit Ausnahme des Verkehrs der Zellen unter einander, wobei Stoffwanderung und Stoffaustausch in ausgedehntem Maasse vorkommt — sie werden, wie das ja auch bei den im Zellsaft gelösten Farbstoffen direct zu beobachten ist, von dem Plasma, speciell von dessen Hautschichten (p. 43), zurückgehalten. Diese Stoffe ziehen demnach das Wasser durch die Zellmembran und das Plasma einseitig und mit Gewalt an und erzeugen so einen Druck in der Zelle, der häufig 3—5 Atmosphären, in einzelnen Fällen aber 10, 12, 15 und 20 Atmosphären (Zellen des Cambiums und der Markstrahlen von Bäumen) erreicht. Das sind Spannungen, welche zum Theil weit über die Dampfspannung in unseren stärksten Locomotiven hinausgehen. Durch diese Druckkräfte wird die Membran oft ansehnlich elastisch gedehnt, so dass die Zellen unter dem Einfluss dieses Druckes, des „Turgors", länger und umfangreicher sind als es dem ungedehnten Zustand ihrer Membran entspricht.

Wird einer solchen turgescenten Zelle irgendwie Wasser entzogen, dann vermindert sich natürlich der Innendruck, die elastisch gespannte Membran (deren Dehnung 10—20% betragen kann) zieht sich zusammen, die Zelle wird kürzer und schmäler und verliert dabei ihre Festigkeit und Elasticität; sie wird weich und schlaff.

Dieser Zustand tritt unter natürlichen Verhältnissen ein, wenn eine krautige Pflanze durch die Verdunstung mehr Wasser verliert als ihr ersetzt werden kann. Man sagt dann die Pflanze welkt. Eine welke Pflanze zeigt durch ihr Schlaffwerden aber deutlich an, dass sie sich nicht durch die Festigkeit ihres Zellhautgerüstes, sondern nur durch den Wasserdruck aufrecht erhalten konnte; denn eine reichliche Zufuhr von Wasser lässt den früheren Zustand alsbald wiederkehren.

Ausser durch Verdunstung kann das Wasser den Zellen aber auch durch dieselben Molecularkräfte entzogen werden, welche den Druck in ihrem Innern erzeugten. Wird nämlich die Zelle von einer Lösung umspült, welche ebenfalls anziehend auf Wasser wirkt, so wird je nach der wasseranziehenden Kraft der letzteren der Turgor der Zelle geschwächt oder ganz aufgehoben. Geht die Wasserentziehung weiter, so löst sich der Protoplasmakörper von der Zellwand los und zieht sich mehr oder weniger kugelig zusammen. Auch bei dieser Wasserentziehung durch sogen. Plasmolyse schwindet mit der Spannung der Zellwand die Festigkeit; die Zellen werden schlaff und welk, obgleich sie von wässeriger Lösung rings umgeben sind (Fig. 167). Durch Ueberführen in reines Wasser kann, wenn das Plasma nicht von der Salzlösung stark gelitten hat, der frühere turgescente Zustand auch hier rasch wiederhergestellt werden. Ist das Plasma jedoch abgestorben, dann ist es vollkommen durchlässig geworden und die Bedingung für einen einseitigen

Ueberdruck ist zerstört. Frische lebendige Scheibchen der Zuckerrübe und der rothen Rübe lassen, in reines Wasser gelegt, weder Zucker noch Farbstoff in dieses übertreten. Wird das Protoplasma aber durch Erfrieren oder Kochen getödtet, dann entweichen Zucker und Farbstoff in das umgebende Wasser, die Scheibchen verlieren dabei ihre Festigkeit und werden schlaff.

Die Plasmolyse hat insofern eine grosse wissenschaftliche Bedeutung, als sie uns in den Stand setzt, den in Pflanzenzellen herrschenden Druck durch Vergleich zu messen. Wenn eine Salpeterlösung von bestimmtem Procentgehalt einen osmotischen Druck von fünf Atmosphären erzeugt (eine einprocentige Kalisalpeterlösung entwickelt nach PFEFFER's Untersuchungen einen osmotischen Druck von ca. $3^1/_2$ Atmosphären) und diese Lösung gerade hinreichend ist, den Turgor einer Pflanzenzelle aufzuheben (was bei elastisch gedehnten Zellen sich schon durch das Aufhören der Verkürzung kundgiebt), dann zeigt sie an, dass der Zellsaft annähernd bis zu einem solchen Ueberdruck Wasser anzuziehen vermag. Auch die mechanischen Zugkräfte, welche nöthig sind, ein welkes oder plasmolysirtes elastisches Organ auf seine frühere Länge auszudehnen, können, wenn auch nur ein ungefähres Maass für die im turgescenten Pflanzentheil herrschenden Druckkräfte liefern.

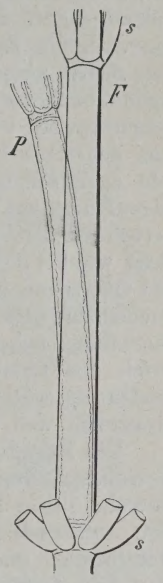

Fig. 167. Einzelliges Stammglied einer Nitella (Characee) etwa 6 Mal vergrössert. *F* frisch und durch Turgor gespannt. *P* dasselbe nach zerstörtem Turgor, schlaff, kürzer und schmäler; das Plasma faltig von der Membran abgehoben. *s*, *s* Seitenglieder.

Bei der Turgorspannung sehen wir bekannte, rein physikalische Vorgänge die Kräfte zur Festigung der Pflanze liefern. Der physikalische Hergang ist aber in sofern abhängig von vitalen Leistungen der Pflanze, als nur das lebendige Plasma in Verbindung mit dem Bau und den Eigenschaften der Zelle die Bedingungen dafür herzustellen vermag. Auch bei Gelegenheit anderer physikalischer Leistungen werden wir doch immer wieder die primäre und wesentliche Bedeutung der vitalen Processe kennen lernen, insofern sie es sind, welche die ersteren in den Dienst des Lebens zwingen, sie heranzuziehen, auszuschliessen und abzuändern vermögen. So kann auch die lebende Pflanzenzelle ihren Turgor reguliren, erhöhen, herabsetzen, ja plötzlich ganz aufheben (vgl. Variationsbewegungen).

Die Gewebespannung. Die Festigkeit parenchymatischer Gewebe, welche wesentlich bedingt ist durch die Turgorspannungen ihrer einzelnen Zellen, wird noch erheblich verstärkt durch ähnliche Spannungen, die zwischen inneren und äusseren Gewebecomplexen, vornehmlich zwischen dem Mark und dem Haut- (und äusseren Rinde-) Gewebe bestehen. Das Mark spielt in diesem höheren System gewissermassen die Rolle des Zellsaftes, indem es an Volum zu gewinnen strebt; das Hautgewebe dagegen gleicht in seiner Wirkung der elastisch gespannten Membran der Einzelzelle, indem es von dem Markcylinder über seine eigentliche Länge elastisch ausgedehnt wird. Dieses Spannungsverhältniss wirkt natürlich auf das ganze Organ in gleicher Weise festigend wie der Turgor auf die einzelne Zelle.

Das Vorhandensein der Gewebespannung lässt sich sehr leicht nachweisen, wenn man bei einem turgescenten Spross (z. B. einer Sonnenrose, Helianthus) einen Streifen der peripheren Gewebe abzieht und das Mark für sich herausschneidet. Das Aussengewebe wird sofort kürzer, das Mark sofort länger werden als beide im Verbande des Sprosses waren. Hatte das

benutzte Sprossstück eine Länge von 50 cm, so wird der Aussenstreifen z. B. auf 46 cm sich zusammenziehen, das Mark aber sich rasch auf 60—70 cm verlängern. Die natürliche Länge des intacten Sprosses war also die Gleichgewichtslage zwischen dem Ausdehnungsbestreben des Marks und dem Contractionsstreben der äusseren Gewebe. Die zwischen Mark und Hautgewebe liegenden Rindenschichten vermitteln zwischen diesen Spannungsextremen allmählich den Uebergang, indem die inneren Schichten wie das Mark zusammengepresst, die äusseren wie das Hautgewebe gedehnt sind. Auch bei der einfachen Längsspaltung eines frischen markigen Sprosses kommt die Gewebespannung zum Ausdruck und zwar dadurch, dass sich die Längshälften nach aussen stark concav krümmen, indem das Mark die längere convexe, die Epidermis die kürzere concave Seite bildet.

Selbst zwischen den inneren und äusseren Gewebeschichten hohler Pflanzenorgane bestehen meist starke Spannungen. Sehr ausgeprägt zeigen sich dieselben beispielsweise bei den Blüthenschäften des Löwenzahns (Taraxacum officinale). Aus denselben herausgeschnittene Längsstreifen krümmen sich, zumal im Wasser, sehr energisch und rollen sich in engen Windungen auf. — Da Gewebespannungen überall dort auftreten, wo resistente, ungleich gespannte Gewebe mit einander in Verband stehen, so sind dieselben in den Pflanzen sehr verbreitet, auch da, wo sie nicht wie bei Stengeln und bei Blättern zur Fixirung der Gestalt beitragen. Längs- und Querspannungen treten insbesondere auch da auf, wo bei secundärem Dickenwachsthum neu gebildete und wachsende Gewebe den Widerstand anderer zu überwinden haben. So wird die primäre, dann die secundäre Rinde der Bäume durch den Cambialzuwachs stark gedehnt und der von einem Stamme abgelöste Rindenring schliesst, wieder angelegt, selbst bei grossem Kraftaufwand nicht mehr zusammen, weil er sich bei der Loslösung tangential stark verkürzt hat.

Die Meristeme der Vegetationspunkte weisen noch keine nennenswerthe Gewebespannung auf, welche erst während der eigentlichen Streckung der Gewebe ihren höchsten Werth zu erreichen pflegt. Haben dann die Organe ihre schliessliche Grösse erreicht, dann nehmen mit der Elasticität der Membranen und mit der Zellspannung auch die Gewebespannungen wieder ab. Die Aufgabe der Festigung übernehmen für die Folge dann besondere Zellgruppen, die ihre Wände stark verdicken und verhärten und ein an sich festes Gerüstwerk bilden, etwa wie es das Knochenskelet der höheren Thiere darstellt.

Mechanische Gewebe (Stereome). Als **Skeletgewebe,** welche starken Knochen oder feinen Gräten vergleichbar den Pflanzenkörper durchsetzen, dienen vornehmlich die dickwandigen Elemente des Holzes, die sklerenchymatisch verdickten Fasern des Grundgewebes und des Bastes, seltener auch Steinzell-Complexe. Der Widerstand, welchen diese Gewebeformen dem Schneiden, dem Zerreissen und Brechen, dem Zerdrücken und scheerenden Kräften entgegensetzen, verräth schon genugsam ihre Härte, Zähigkeit und Festigkeit. Schwendener's genaue Untersuchungen nach physikalischen Methoden haben auch bestimmte Anhaltspunkte und Vergleichszahlen für ihre mechanischen Eigenschaften ergeben. Danach kommt die Tragfähigkeit der Sklerenchymfasern im Allgemeinen der des besten Schmiedeeisens gleich, sie erreicht bei einzelnen Pflanzen sogar die des gehämmerten Stahls. Dabei ist aber die Dehnbarkeit zehn bis fünfzehn Mal grösser als die des Schmiedeeisens. Wie die mechanischen Eigenschaften ihrer Substanz, so entspricht auch die Anordnung der Skeletgewebe im Pflanzenkörper ihrer besonderen Aufgabe in vollkommener Weise. Sie ist, wie Schwendener zeigte, je nach den Ansprüchen, welche an die Biegungsfestigkeit, an Zug- oder Druckfestigkeit gestellt werden, verschieden. Zur Erreichung der Biegungsfestigkeit ist

die günstigste Anordnung der harten Gewebe die peripherische. Wenn ein gerader prismatischer Stab gebogen werden soll, dann muss die convexe Seite nothwendig verlängert, die concave mehr oder minder zusammengepresst und verkürzt werden. Wie die untenstehende Figur 168 zeigt, müssen die äussersten Kanten *a*, *a* und *a'*, *a'* des gebogenen Stabes die grössten Längendifferenzen erfahren, während die Längsstreifen *i*, *i* und *i'*, *i'* im Innern nur wenig verlängert oder verkürzt werden. Wären die Skelettheile hier im Innern, bei *i i'*, ausgebildet, dann könnte mit Hülfe geringer Dehnungen immerhin noch diese ansehnliche Biegung zu Stande kommen; je weiter dieselben aber nach aussen liegen, um so mehr müssten sie gedehnt bezw. comprimirt werden, um so grösseren Widerstand setzen sie demnach der Beugung entgegen. In der That finden wir bei aufrechten Stengeln und Blüthenschäften, bei denen es auf Biegungsfestigkeit ankommt, die mechanischen Ele-

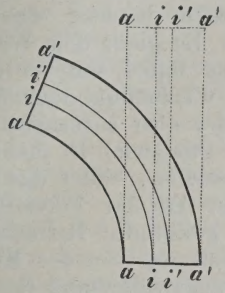

Fig. 168. Längsdurchschnitt durch einen elastischen Cylinder vor der Biegung (punktirt), und nach derselben (ausgezogen). Vor der Biegung sind alle Längskanten, die äusseren (*aa*, *a'a'*) und die inneren Längslinien (*ii*, *i'i'*) gleich lang (= 31,4 mm). Nach der Biegung ist die Aussenkante *a'* auf 37,6 mm verlängert, *a* auf 25,1 mm verkürzt. Die inneren Längslinien erfahren dabei nur geringe Dimensionsänderungen, *i'* ist von 31,4 auf 32,6 verlängert, *i* von 31,4 auf 30,1 verkürzt.

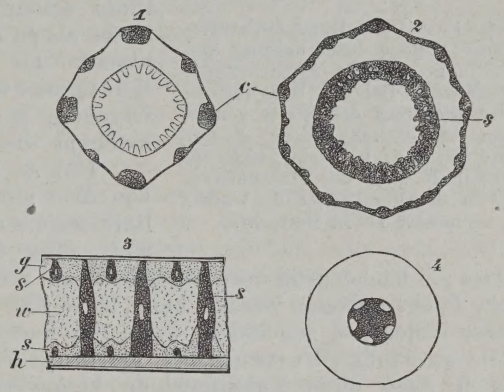

Fig. 169. Festigung von Pflanzentheilen durch Skeletgewebe. *1* Querschnitt durch einen jungen Sambucusspross, *2* Querschnitt durch den Blüthenschaft von Eryngium, *3* Querschnitt durch das Blatt von Phormium tenax, *4* Querschnitt einer Wurzel. *c* Collenchym und *s* Sklerenchym als Skeletgewebe dunkel gehalten, *g* grünes, *w* farbloses Blattparenchym, *h* Hypoderma.

mente vorzugsweise aussen angeordnet, oft sogar in vorspringende Kanten verlegt. (Fig. 169, 1 und 2.) Bei Wurzeln, bei vielen Rhizomen und Stolonen, die sich zwischen Hindernissen durchwinden müssen, ist das Skeletsystem central angeordnet, wo es, ohne die Seitenbewegungen zu beeinträchtigen, stets als Ganzes seine volle Zugfestigkeit entfalten kann (Fig. 169, 4). Fig. 169, 3 giebt einen Querschnitt wieder durch das bandartige, bis zu zwei Meter lang werdende Blatt von Phormium tenax, dem neuseeländischen Flachs, und zeigt, wie diese riemenartigen harten Blätter durch Sklerenchymplatten und -Stränge gefestigt werden. Die mechanischen Elemente dieses Blattes liefern bekanntlich die festesten englischen Schiffstaue.

Wo es so ausschliesslich auf Druckfestigkeit abgesehen ist, wie bei Samenhüllen (Pflaumenkernen, Hasel- und Wallnüssen), finden wir Gewölbe aus Steinzellen vor, die oft, wie auch die Sklerenchymfaserzellen, durch mineralische Einlagerungen noch verhärtet sind.

Die Stämme von Bäumen, welche die schwere und oft sehr ausge-

dehnte Krone zu tragen haben, werden auf Säulenfestigkeit beansprucht; sie müssen zugleich druck- und biegungsfest gebaut sein.

Alle stark verdickten und starren Skelet-Elemente haben die Fähigkeit zu wachsen eingebüsst und können daher keine Verwendung finden in Pflanzentheilen, die noch in lebhafter Streckung begriffen sind. Bedürfen solche jungen Pflanzentheile ausser der Festigkeit, welche Zell- und Gewebespannung ihnen verleihen, noch einer besonderen Verstärkung, so wird dieselbe durch Collenchym (p. 66) erreicht. Dieses Gewebe, in seiner Beschaffenheit an gequollenen Leim erinnernd, besitzt nach Ambronn's Untersuchungen neben einer ansehnlichen Festigkeit gegen Zerreissen die Eigenschaft, durch Zugkräfte leichter dauernd verlängert zu werden. Es giebt dem Wachsthum seiner Umgebung dabei um so mehr nach, als es selbst am Wachsthum noch theilnimmt. Es repräsentirt also sozusagen das Knorpelgewebe der Pflanzen. In manchen Organen, zumal Blattstielen, bildet das Collenchym die bleibende Art der Versteifung.

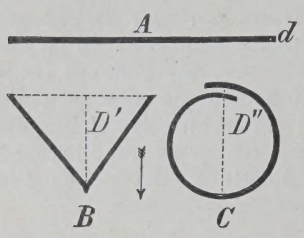

Fig. 170. Versteifung flächenförmiger Organe durch Faltung und Rollung. (Organe im Querschnitt gedacht.) Bei der Beugung in der Richtung des Pfeils kommt bei der ebenen Fläche *A* nur die Dicke *d*, bei dem gefalteten Organ *B* aber der Durchmesser *D'*, bei dem gerollten (*C*) der Durchmesser *D''* in Betracht.

Die an Fig. 168 geknüpfte Betrachtung von dem mit der Entfernung von der Mittellinie wachsenden Biegungswiderstand der Gewebe lässt es selbstverständlich erscheinen, dass ein flächenartig entwickeltes Organ, wenn es in einer Ebene ausgebreitet ist, leicht gebogen werden kann, dass die Widerstände gegen die Beugung aber bedeutend zunehmen, wenn das flache Organ gefaltet oder gerollt ist. Die so häufige Faltung und Rollung (Fig. 170) der Blätter erhöht demnach auch ohne Zuhülfenahme besonderer Gewebe ihre Steifigkeit bedeutend.

II.

Die Ernährung.

Unter Ernährung versteht man den, die Körpersubstanz liefernden Stoffwechsel. Ohne Ernährung, ohne Zufuhr von neuem Bildungsmaterial ist kein Wachsthum und keine Entwickelung möglich. Aber auch nicht einmal ein Verharren auf einem gegebenen Entwickelungszustand ist ohne ständige Ernährung erreichbar, denn der Lebensprocess ist verbunden mit steten stofflichen Veränderungen, mit Umsetzungen und Ausscheidungen. Diese gehen auch bei unterbrochener Nahrungszufuhr weiter, so dass ein lebendiger Organismus nothwendig an Selbstverzehrung zu Grunde gehen, d. h. verhungern muss, wenn die verbrauchten Stoffe nicht wenigstens wieder ersetzt werden. Nur ein Ueberschuss über dieses Mindestmaass ermöglicht das Wachsen und die weitere Ausbildung des Organismus.

Die Bestandtheile der Pflanzensubstanz. Ueber die in den Pflanzen vorkommenden Stoffe giebt die chemische Analyse die genaueste Auskunft. Es bedarf der Analyse jedoch nicht, um festzustellen, dass ein sehr grosser, oft der weitaus grösste Antheil an dem Gewicht einer Pflanze dem Wasser zufällt, welches die Pflanze durchtränkt. Wasser füllt nicht nur den grössten

Raum in den lebendigen erwachsenen Zellen aus, es durchdringt auch das Protoplasma, die Zellwände, die Stärkekörner. Durch Trocknen bei 110°—120° C. lassen sich aber auch die letzten Spuren des Wassers entfernen und es bleibt dann die ihres Wassers beraubte Trockensubstanz der Pflanze zurück. Diese Trockensubstanz macht je nach dem Pflanzentheil oder der Pflanzenart einen grösseren oder geringeren Betrag des Gesammtgewichts aus. Bei holzigen Theilen kann sie bis 50 % desselben betragen, bei saftigen Kräutern erreicht sie nur 20—30 %, bei Succulenten und Früchten 5—15, bei Wasserpflanzen, zumal Algen, gar nur 2—5 % des Frischgewichts; alles Uebrige ist Wasser.

Bekanntlich ist die Trockensubstanz der Pflanzen verbrennlich; sie besteht aus sauerstoffarmen organischen Verbindungen, welche durch die Verbrennung zerstört und in einfachere anorganische Verbindungen, grösstentheils in Kohlensäure und Wasser, zerlegt werden. Die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bilden die Hauptbestandtheile der brennbaren Trockensubstanz; ihnen folgt der Quantität nach der Stickstoff, welcher vornehmlich aus dem Protoplasma stammt. Wie man bei der Holzfeuerung in Oefen oder bei dem Verbrennen von Kartoffel- oder Bohnenstroh auf dem Felde sehen kann, hinterlassen die Pflanzen nach der Verbrennung einen unverbrennlichen Rest als Asche. Das sind die mineralischen Bestandtheile, welche in der Substanz der Pflanze enthalten waren, die aber während der Verbrennung Umsetzungen erfuhren und sich in der Asche in andern chemischen Bindungen als in der lebenden Pflanze vorfinden. Die sehr zahlreichen Aschenanalysen, welche von den verschiedenartigsten Pflanzen untersucht wurden, haben das Ergebniss geliefert, dass so ziemlich alle, auch die selteneren Elemente, in Pflanzen vorkommen.

Ausser den vier genannten sind es Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Brom, Fluor, Selen, Tellur, Arsen, Antimon, Silicium, Zinn, Titan, Bor, Kalium, Natrium, Lithium, Rubidium, Calcium, Strontium, Baryum, Magnesium, Zink, Kupfer, Silber, Quecksilber, Blei, Aluminium, Thallium, Chrom, Mangan, Eisen, Kobalt, Nickel, die man in Pflanzenaschen antraf.

Viele dieser Elemente finden sich freilich nur vereinzelt und zufällig, andere dagegen begegnen dem Analytiker fast in jeder Asche, so S, P, Cl, Si, Ka, Na, Ca, Mg und Fe. Wie das bloss gelegentliche Vorkommen und Fehlen vieler Elemente schon andeutet, sind aber nicht alle die in Pflanzen aufgefundenen Grundstoffe auch durchaus nothwendig für die Ernährung; ihre Anwesenheit vermag wohl zuweilen einzelne Eigenschaften der Pflanzen zu verändern (das Zink z. B. bringt sogen. Galmeivarietäten, wie Thlaspi alpestre var. calaminare, Viola lutea var. calaminaria u. a. hervor), nicht aber über die ganze Existenzfähigkeit zu entscheiden.

Die eigentlichen Nährstoffe. Die chemische Analyse, welche uns alle die in Pflanzen überhaupt vorkommenden Stoffe vorführt, klärt uns also keineswegs auch darüber auf, ob dieselben für die Ernährung nothwendig sind oder nicht. Nur sorgfältige Culturversuche mit chemisch controllirten Nährböden können darüber Auskunft geben, und durch derartige künstliche Ernährungen von Pflanzen ist es erwiesen, dass ausser den, die verbrennliche Trockensubstanz vornehmlich bildenden Elementen **Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff,** noch die Elemente **Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium** und **Eisen** im Allgemeinen allen grünen Pflanzen durchaus unentbehrlich sind, so dass keine normale Entwickelung möglich ist, wenn auch nur eines dieser Elemente fehlt.

Pilze begnügen sich nach Molisch mit 9 dieser Elemente; es ist aber nicht etwa das Eisen, welches denselben entbehrlich ist, sondern der Kalk. Anderer-

seits genügen die genannten zehn Grundstoffe vollkommen, um die meisten grünen Pflanzen ausreichend zu ernähren, wenn es auch nicht zu verkennen ist, dass gewisse andere Stoffe und Stoffgemische der Pflanze nützlich und zu ihrem Gedeihen förderlich werden können, ohne gerade unentbehrlich zu sein. So gedeihen viele Pflanzen, z. B. der Buchweizen, besser, wenn ihnen Chloride zur Verfügung stehen, und die Kieselsäure wirkt u. a. in hohem Grade nützlich durch die Festigkeit, welche sie den Geweben verleiht. Auch hat man gefunden, dass die Gegenwart gewisser, an sich nicht werthvoller Stoffe auf die Aufnahme der echten Nährstoffe oft fördernd, gleichsam appetitanregend, einwirkt (vgl. p. 146). Sogar bei den sehr giftigen Kupfersalzen hat man neuerdings die Erfahrung gemacht, dass sie, wenn in Berührung mit Blättern gebracht (wie beim Bespritzen der Pflanzen mit Bordelaiser Brühe gegen Schädlinge), deren Chlorophyllgehalt, Assimilation, Transpiration und Lebensdauer günstig beeinflussen.

Die Nährstoffe werden natürlich nicht als Elemente, sondern grösstentheils in chemischen Bindungen von den Pflanzen aufgenommen. Der wichtigste Bestandtheil, welcher die Grundlage jeder organischen Substanz bildet, der Kohlenstoff, entstammt bei grünen Pflanzen lediglich der Kohlensäure der Luft und wird durch die grünen Blätter aufgenommen. Die anderen Stoffe werden fast sämmtlich durch die Wurzeln dem Boden entzogen. Der Wasserstoff ist mit Sauerstoff im Wasser geboten, der Sauerstoff ausserdem frei in der Atmosphäre und gebunden in vielen Salzen und Oxyden. Der Stickstoff wird von höheren Pflanzen nur in der gebundenen Form von salpetersauren Salzen oder Ammoniaksalzen aufgenommen. Da das durch Bodenbacterien aus organischen Abfallstoffen gebildete Ammoniak des Bodens aber mit Hülfe gewisser anderer, der sogen. „nitrificirenden" Bodenbacterien, in salpetrigsaure und schliesslich salpetersaure Verbindungen übergeführt wird, so kommt für die Pflanzen zumeist nur der in Nitraten gebundene Stickstoff in Betracht.

Bacterien sind überhaupt durch besondere, von denen der höheren Gewächse abweichende Beziehungen zum Stickstoff ausgezeichnet. Ausser den oben genannten, durch ihre Nitrification den grünen Pflanzen nützlichen Bodenbacterien kommen andere vor, welche Stickstoff aus seinen Verbindungen befreien und damit für die Ernährung der grünen Pflanzen unbrauchbar machen. Umgekehrt vermögen andere Bacterienformen wieder den freien Stickstoff der Atmosphäre zu binden und ihn in solche Verbindungen (Amide?) überzuführen, welche nicht nur ihnen selbst, sondern auch höheren Pflanzen unmittelbar als Stickstoffnahrung dienen können. Diese bemerkenswerthe Eigenschaft von Bacterien hat zu einer Lebensgemeinschaft (Symbiose) derselben mit höheren Pflanzen (Leguminosen) geführt, bei welcher der Spaltpilz an die höhere Pflanze assimilirbare Stickstoffverbindungen, diese an den Spaltpilz dagegen organische Kohlenstoffverbindungen abgiebt, auf welche letzterer wiederum zur Ernährung angewiesen ist. (Vgl. p. 179 und Fig. 186.)

Schwefel und Phosphor bilden, ebenso wie der Stickstoff, wichtige Bestandtheile des Protoplasmas. Sämmtliche Proteïnsubstanzen enthalten Schwefel. Der Schwefel findet mit schwefelsauren Salzen, der von den Pflanzen noch reichlicher aufgenommene Phosphor mit phosphorsauren Salzen Eingang in die Pflanze. Kali, im Gegensatz zu Natron unentbehrlich zum Leben der Pflanze und, wie man glaubt, bei der Assimilation und bei den Synthesen der Plasmakörper hervorragend betheiligt, wird ebenfalls in Form von Salzen und zwar bis zu 3, 4 und 5 % des Trockengewichtes eingeführt. Die Magnesia, wie das Kali bei den wichtigsten Synthesen mitwirkend, findet sich, an verschiedene Säuren gebunden, vornehmlich in Reservestoffbehältern (in Samen bis 2 %) und an den Vegetationspunkten (in Blättern nur bis $^1/_2$ %). Auch der Kalk wird in Gestalt

seiner vielverbreiteten Salze aufgenommen und zwar in sehr erheblichen Mengen (2—8%). Er spielt im Stoffwechsel der grünen Pflanze eine wichtige Rolle, zwar keine so unmittelbare bei der Entstehung der plasmatischen Körper, wohl aber als Transportmittel und Bindungsmittel für schädliche Nebenproducte des Stoffwechsels. Das Eisen ist nur in sehr geringen Mengen in grünen Pflanzen enthalten, ist aber trotzdem von der grössten Bedeutung für die Bildung des Chlorophylls (s. unten).

Die künstliche Ernährungsweise, welche vor allen anderen geeignet ist über den Nährwerth eines Stoffes Aufschluss zu geben, ist die Methode der Wassercultur (Fig. 171). Bei dieser Cultur zieht man die Pflanzen aus Samen oder kleinen Stecklingen und lässt das Wurzelsystem statt in Erde sich in Wasser entwickeln. Dem benutzten destillirten Wasser fügt man die Nährsalze in chemisch reinem Zustande bei. Sind alle Nährsalze in dem Wasser geboten, dann entwickeln sich darin auch Landpflanzen, z. B. Mais, Bohnen, Getreide, zu voller Kraft und machen den ganzen Entwickelungsgang bis zur Reife ihrer Samen durch, so, als ob sie in gutem Feldboden wurzelten. Für eine Kohlenstoffverbindung braucht man dabei in der Nährlösung nicht zu sorgen, obgleich der Kohlenstoff etwa die Hälfte des Trockengewichtes der erwachsenen Pflanze ausmacht. Wie schon erwähnt, nimmt nämlich die Pflanze dieses wichtige Element nicht durch die Wurzeln auf, sondern mit Hülfe ihrer Blätter aus der Kohlensäure der Luft.

Fig. 171. Buchweizen (Fagopyrum esculentum) in Wassercultur. *I* in Nährlösung, welche Kali enthält, *II* in Nährlösung ohne Kali. Verkleinert, nach Nobbe.

In reinem, destillirtem Wasser würde sich die junge Pflanze vorerst zwar ebensogut aus dem Samen entwickeln wie in der Nährlösung; das dauert aber nur so lange, bis der im Samen vorhandene Vorrath an Nährstoffen erschöpft ist, dann geht die junge Pflanze langsam ein. Lässt man eines der oben genannten Salze aus der Nährlösung weg, so entwickelt sich die Pflanze zwar besser als in reinem Wasser, aber auf die Dauer auch nicht normal. Versäumen wir es z. B., der Nährlösung Spuren von Eisen zuzusetzen, so werden die jüngeren Blätter nicht mehr grün, sondern kommen fahlgelb zur Entfaltung; sie sind „chlorotisch“ und so nicht im Stande, die Kohlensäure zu zerlegen und die Pflanze zu ernähren. Ein Zusatz von Eisen zum Wasser lässt die chlorotischen Blätter aber in kurzer Zeit nachträglich ergrünen.

Die Form, in welcher die nöthigen Nährstoffe geboten werden, kann wie die procentische Zusammensetzung der Nährlösung (soweit sie nicht zu concentrirt ist) sehr verschieden sein. Die Pflanze vermag diese Stoffe sehr verschiedenen Verbindungen zu entziehen und hat ausserdem das Vermögen, dieselben in anderen Verhältnissen aufzunehmen, als sie ihr von aussen geboten werden. Aus concentrirteren Nährlösungen wird im Allgemeinen die Aufnahme von Wasser bevorzugt, umgekehrt werden aus sehr verdünnten Lösungen vorzugsweise Salze

aufgenommen. Auch übt die Anwesenheit gewisser Stoffe auf die Aufnahme anderer oft einen lebhaften, meist befördernden Einfluss aus. So fördern z. B. Kalksalze die Aufnahme von Kali- und Ammoniaksalzen. — Eine recht brauchbare Nährlösung unter vielen anderen empfohlenen ist die folgende: In 1—$1^1/_2$ Litern Wasser löst man Kalisalpeter 1 gr, schwefelsaure Magnesia 0,5 gr, Gyps 0,5 gr, Kalk- oder Kaliphosphat 0,5 gr, Eisensalz: Spuren. Die Nährlösung, welche die genannten Stoffe auch in anderer Bindung enthalten könnte, so statt Kalisalpeter und phosphorsaurem Kalk Kaliphosphat und Kalknitrat, ist zur Vermeidung von Algen-Ansiedelungen dunkel zu halten und beim Gebrauch zu Culturversuchen von Zeit zu Zeit zu durchlüften.

Als das wichtigste Ergebniss solcher künstlicher Culturen haben wir es also zu betrachten, dass die Pflanzen nur die genannten zehn Elemente zu ihrer Entwickelung nöthig haben; alle anderen Elemente, wenn sie auch in grossen Mengen in der Pflanze vorkommen, sind von untergeordneter Bedeutung für das Leben. Das gilt vom Natrium, welches mit Chlor verbunden in einigen Pflanzen geradezu vorherrscht und den Habitus mancher succulenten Salzpflanzen beeinflusst, vom Silicium, das als Kieselsäure in die Membranen mancher Gewächse, der Schachtelhalme, Gräser, Cypergräser und Diatomeen so reichlich eingelagert ist (bei Weizen-Stroh bis 70%, bei Schachtelhalmen 70—97% der Asche), dass nach dem Verbrennen der organischen Substanz ein festes Kieselskelet der Membran zurückbleibt. Die Härte und Festigkeit der Membranen wird durch diese Einlagerung derart erhöht, dass Schachtelhalme geradezu zum Scheuern und Poliren benutzt werden und man sich an dem Blattrand von manchen Gräsern wie an einer scharfen Säge gefährlich verwunden kann. Die verkieselten Schalen von Diatomeen bilden als Kieselguhr sogar geologische Ablagerungen von zuweilen bedeutender Mächtigkeit. Von räthselhafter Bedeutung sind die im Innern der Bambusrohre abgeschiedenen und als „Tabaschir" bezeichneten Kieselknollen. Das Aluminium, welches wie die Kieselsäure überall im Boden reichlich vorhanden ist, wird merkwürdiger Weise nur ausnahmsweise aufgenommen. Bei den Lycopodiaceen will man aber Aluminium (Thonerde) in der Asche nachgewiesen haben; Lycop. complanatum enthält sogar so viel essigsaure Thonerde, dass der Saft zu Färberbeize benutzt werden kann; das gleiche Thonerdesalz ist auch in den Weinbeeren enthalten. Das Jod, im Meerwasser kaum in Spuren analytisch nachweisbar, wird von den Meeresalgen trotzdem in grosser Menge aufgespeichert, so dass die letzteren lange Zeit das Ausgangsmaterial für die technische Jodgewinnung bildeten.

Dass die mineralischen Inhaltsstoffe der Pflanzen, von denen man auch einmal angenommen hatte, sie entständen als Product der Lebenskraft in der Pflanze selbst, wesentliche Bestandtheile der Pflanzennahrung ausmachen, sprach zuerst C. Sprengel aus; später betonte es Liebig. Exakt bewiesen wurde diese wichtige Thatsache aber erst durch Wiegmann und Polstorff.

Die thatsächliche Vertheilung der wichtigsten Aschenbestandtheile bei einigen bekannten Culturpflanzen geht aus nachfolgend zusammengestellten Aschenanalysen von E. Wolff hervor, welche zugleich zeigen, welche Ansprüche die genannten Ernteproducte an den Boden stellen, bezw. welche Stoffe sie demselben — neben Nitraten, die nicht als solche in der Asche erscheinen — entziehen.

Man beachte in den oberen Reihen nebenstehender Tabelle den grossen Gehalt der Samen an wichtiger Phosphorsäure und den im Verhältniss zum Stroh geringen Gehalt an unwichtiger Kieselsäure und Kalk.

Pflanzentheile	Asche in 100 Thln. d. Trock.-substanz	In 100 Theilen der Asche sind enthalten:									
		K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	Mn_3O_4	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Roggen (Körner) .	2,09	32,10	1,17	2,94	11,22	1,24	—	**47,74**	1,28	**1,37**	0,48
„ (Stroh) . .	4,46	22,56	1,74	8,20	3,10	1,91	—	**6,53**	4,25	**49,27**	2,18
Erbsen (Samen) . .	2,73	43,10	0,98	**4,81**	7,99	0,83	—	**35,90**	3,42	0,91	1,59
„ (Stroh) . .	5,13	22,90	4,07	**36,82**	8,04	1,72	—	**8,05**	6,26	6,83	5,64
Kartoffel (Knolle)	3,79	60,06	2,96	2,64	4,93	1,10	—	16,86	6,52	2,04	3,46
Weintraube (Beere)	5,19	56,20	1,42	10,77	4,21	0,37	—	15,58	5,62	2,75	1,52
Thee (Blätter) . . .	5,20	34,30	10,21	14,82	5,01	5,48	—	14,97	7,05	5,04	1,84
Kaffee (Bohnen) .	3,19	62,47	1,64	6,29	9,69	0,65	—	13,29	3,80	0,54	0,91
Tabak (Blätter) . .	17,16	29,09	3,21	36,02	7,36	1,95	—	4,66	6,07	5,77	6,71
Baumwolle (Faser)	1,14	36,96	13,16	17,52	5,36	0,60	—	10,68	5,94	2,40	7,60
Fichte (Holz) . . .	0,21	19,66	1,37	33,97	11,27	1,42	**23,96**	2,42	2,64	2,73	0,07

Kartoffel, Weintraube, Kaffee werden ihres besonders grossen Kali-Bedürfnisses wegen kurzweg auch als Kalipflanzen bezeichnet.

Bezüglich der mitgetheilten Zahlen ist noch zu bemerken, dass dieselben keine absolut constanten Verhältnisse ausdrücken, dass vielmehr die Zusammensetzung der Asche je nach dem Kulturboden wechseln kann. So schwankt u. a. der Kaligehalt des Klees je nach dem Boden zwischen 9 bis 50 %, der Kalkgehalt des Hafers zwischen 4—38 %.

Die Stoffaufnahme muss bei den Pflanzen in der Regel durch die feste Zellmembran hindurch stattfinden, und da dieselbe keine Oeffnungen besitzt, so ist eine Aufnahme fester Nahrung bei den Pflanzen ausgeschlossen. Nur nackte amöboide Entwickelungsformen niederer Pflanzen (Amöben, Plasmodien) sind im Stande gröbere Theile (lebendige oder tote Thierchen und Pflänzchen, anorganische Körperchen) in ihr Plasma aufzunehmen, bezw. wieder auszuscheiden.

Die lückenlose Umkleidung der Pflanzenzellen mit fester Membran gestattet nur gasförmigen oder gelösten Stoffen den Eintritt in das Innere der Zellen. Da die Körper aber in diesem Zustande für uns meist unsichtbar sind, so erklärt es sich, dass man über die Ernährungsweise der Pflanzen so lange im Unklaren blieb und erst im Laufe des vorigen Jahrhunderts die wichtigsten Thatsachen derselben kennen lernte.

Von der grössten Wichtigkeit für die Ernährung ist die Durchlässigkeit der Zellmembranen für Gase, für Wasser und Lösungen. An der lebenden Zelle ist die Zellhaut von Wasser innig durchdrungen („imbibirt") und dieses „Imbibitionswasser" bedingt mit die physikalischen Eigenschaften der Membran, ihre Geschmeidigkeit, Elasticität und Dehnbarkeit. Die Menge des Imbibitionswassers bleibt in bestimmten Grenzen, so dass die Membran ihren Charakter als festen Körper nicht einbüsst.

Durch künstliche Eingriffe (Einwirkung von Kalihydrat, Schwefelsäure u. s. w.) kann allerdings erreicht werden, dass die Membran durch eine Mehreinlagerung von Wasser zu gallertartigen Massen aufquillt oder gar in einen dünnen Schleim zerfliesst. Solche Quellung ist eine gesteigerte Imbibition, die Imbibition der gewöhnlichen Membranen eine auf ein bestimmtes, bescheidenes Maass beschränkte Quellung. Die Wände der Holzzellen nehmen etwa $^1/_3$ ihres Gewichts an Imbibitionswasser auf; die bei Wasserzutritt verquellenden Membranen mancher Algen und einzelner Samen- und Fruchtschalen aber vielmal mehr als ihr eigenes Trocken-Volumen.

Von besonderer Bedeutung für die Nahrungsaufnahme ist es

aber, dass die in die Membran eindringende Flüssigkeit nicht nur aus reinem Wasser besteht, sondern dass auch gelöste Stoffe leicht die Membran durchdringen und mit den Wassertheilchen darin fortbewegt und verschoben werden können. Zellwände, die für Wasser schwer oder gar nicht permeabel sind (cutinisirte Membranen), kommen für die Stoffaufnahme also nur so weit in Betracht, als sie für Gase permeabel bleiben.

Um in das Innere der lebendigen Zelle zu gelangen, müssen die von aussen osmotisch aufzunehmenden Stoffe aber auch von dem Protoplasma ein- und durchgelassen werden; sie müssen auf ihrem Wege in die Zelle zunächst die der Membran dicht anliegende äussere Hautschicht des Protoplasten passiren. Hier tritt den von der Membran unterschiedslos aufgenommenen Stofftheilchen nun aber eine lebendige Substanz entgegen, welche keineswegs in gleicher Weise für dieselben permeabel ist, vielmehr gewissen Stoffen den Eintritt vollständig verwehrt, andern denselben leichter oder schwerer gestattet und überdies noch im Stande ist, ihre Permeabilität für diese Stoffe nach Umständen zu verändern. Hier bei der äusseren Hautschicht liegt also die wesentliche Entscheidung, ob ein die Zelle aussen bespülender Stoff in das Innere gelangen kann oder nicht. Bei dem Uebertritt eines Stoffes aus dem Plasma in den Zellsaft vermag die innere Hautschicht wieder eine derartige, von der äusseren unter Umständen ganz abweichende Auswahl zu treffen. Derselbe Einfluss der Hautschichten kommt auch in Betracht beim Austritt von Stoffen aus dem Zellinnern. Durch diese von den Hautschichten ausgeübte Wahl ist es ermöglicht, dass trotz ständiger osmotischer Vorgänge der Inhalt der Zellen stofflich so ganz anders beschaffen sein kann als ihre unmittelbare Umgebung. In dieser für das Leben hochwichtigen Eigenschaft der Hautschichten ist also die Ursache für das merkwürdige Wahlvermögen der Zellen zu suchen, welches sich darin so auffallend kundgiebt, dass verschiedene Zellen oder die Wurzeln verschiedener Pflanzen aus dem gleichen Nährboden ganz verschiedene Bestandtheile sich aneignen. Aus demselben Erdgemisch vermag die eine Pflanze vorzugsweise die Kieselsäure, die andere vornehmlich den Kalk, eine dritte das Kochsalz zu ziehen, während die Thonerde zumeist überhaupt keinen Eingang findet. — Besonders lehrreich in dieser Beziehung sind die Meeresalgen, welche von einer Lösung umspült werden, die etwa 3% Kochsalz, dagegen wenig Kalisalze enthält. Trotzdem nehmen ihre Zellen sehr wenig Kochsalz auf, dagegen sammeln sie reichlich Kalisalze, auch Phosphate, Nitrate und Jod an, also Körper, welche die chemische Analyse im Meerwasser wegen ihres äusserst geringen procentischen Antheils kaum nachzuweisen vermag.

Für die osmotische Bewegung der Stoffe aus einer Zelle in die andere ist es von wesentlicher Bedeutung, dass die von aussen in die Zellen eintretenden Stoffe durch die Thätigkeit des Protoplasmas, oder sonstwie, Umwandlungen erfahren. Eine locale Ansammlung von Zucker oder von andern löslichen Reservestoffen in Früchten, in Samen, Zwiebeln und Knollen wäre sonst nicht möglich, denn die ungehinderte Osmose müsste zu einer gleichmässigen Vertheilung der diosmirenden Substanzen innerhalb aller Zellen der Pflanze führen. Wird der leicht diosmirende Stoff von gewissen Zellen oder Geweben aber in einen nicht diosmirenden verwandelt, so kann fortwährend leicht diosmirender in die Zellen weiter einströmen und das nicht diosmirende Umwandlungsproduct wird darin gespeichert. Besonders deutlich wird dieser Vorgang bei der Umbildung von osmotisch wandernden Glykosen in unlösliche Stärke. Da die in Knollen und Samen eintretende Glykose beständig in diesen un-

löslichen Körper umgewandelt wird, so wird ständig neue Glykose in jene zuckerarmen Zellen einströmen und ein grosser Vorrath von Reservestoffen sich local dort ansammeln können.

Zum Schlusse mag noch einmal darauf hingewiesen sein, dass wir in der osmotischen Stoffbewegung zwar einen rein physikalischen Vorgang zu sehen haben, dass aber auch hier wieder, gerade wie bei der Festigung der Pflanzen, das Protoplasma diesen Vorgang regiert und in den Dienst des Lebens einstellt, indem es einerseits die Osmose auf Grund seiner Permeabilität zulässt, sie andererseits aber auch auszuschliessen und zu modificiren vermag.

Das Wasser und die Mineralstoffe.

Die Wahrnehmung, dass die belebten Wesen alle des Wassers zum Leben bedürfen, ist so allgemein und so alt, dass in dem Kindesalter unserer Philosophie und Naturforschung von THALES bis auf EMPEDOKLES das Wasser als der Grundstoff alles Seins oder doch der organischen Welt angesehen wurde. Ja noch im 16. Jahrhundert finden wir bei dem ersten Forscher, der die Ernährungsfrage der Pflanzen experimentell zu behandeln unternahm, nämlich bei VAN HELMONT die Meinung, dass die ganze Substanz der Pflanzen aus Wasser gebildet werde. Wenn die Wichtigkeit des Wassers in dieser Beziehung aber auch weit überschätzt wurde, so bleibt bei unserer viel erweiterten Kenntniss doch die allgemeine Nothwendigkeit des Wassers für alle Lebensvorgänge bestehen. Ohne Wasser kein Leben; die lebendigen Theile aller Lebewesen sind von Wasser innig durchtränkt; nur in diesem durchfeuchteten Zustande spielen sich überhaupt Lebensvorgänge ab. Das Protoplasma, der eigentliche Träger des Lebens, ist im Leben von schleimiger bis dünnflüssiger Consistenz und in trockenem Zustande todt oder doch völlig unthätig.

Der Umstand, dass gewisse Pflanzen oder die ruhenden Entwickelungszustände von Pflanzen, so besonders Samen und Sporen, das Austrocknen bis zu einem gewissen Grade und während einer begrenzten Dauer ertragen, bildet keine Ausnahme von dieser Regel. Die eigentlichen Lebensfunctionen erlöschen nämlich in diesen Pflanzengeweben mit der Austrocknung und beginnen erst wieder bei der erneuten Durchtränkung der Zellen mit flüssigem Wasser.

Bei den meisten Pflanzen führt das blosse Austrocknen schon unabänderlich den Tod herbei und es ist als eine, besonderen äusseren Lebensbedingungen entgegenkommende Ausnahme zu bezeichnen, wenn ausgetrocknete ganze Pflanzen oder deren Fortpflanzungskörper bei nachheriger Durchfeuchtung wieder zum Leben gebracht werden. So überdauern einige algerische Arten von Isoëtes, ebenso wie die auf den regenarmen steinigen Hochebenen Centralamerikas wachsende Selaginella lepidophylla, die monatelange Dürre bei voller Sonnengluth in lufttrocknem Zustande. Der erste Platzregen aber lässt sie wieder aufleben und weiter wachsen. Ebenso vermögen viele Laub- und Lebermoose, Flechten und Algen, die auf nackten Felsen, Baumrinden oder dergleichen ihren Sitz haben, ohne Schaden völlig auszutrocknen. Samen und Sporen sind nach ihrer Ablösung von der Mutterpflanze und bei ihrer Verbreitung stets dem Austrocknen ausgesetzt und ertragen dasselbe oft lange Zeit. Samenkörner der Mimosa pudica, welche 60 Jahre lang trocken aufbewahrt wurden, erwiesen sich ebenso keimfähig wie eben geerntete, desgleichen Moossporen, welche 50 Jahre im Herbarium gelegen hatten. Die behauptete Keimung von ägyptischem Mumienweizen beruhte aber auf einem Irrthum. — Manche Samen verlieren ihre Keimkraft im Trocknen schon nach einem oder wenigen Jahren, manche schon nach Tagen und wieder andere (so die der Weide) sollen ein Austrocknen überhaupt nicht vertragen. — Es muss aber hervorgehoben werden, dass die oben

angeführten Pflanzentheile auch im Zustande völliger Lufttrockenheit immer noch hygroskopisch gebundenes Wasser in ansehnlicher Menge enthalten; selbst über der Schwefelsäure des Exsiccators bewahren Samen wochenlang noch sechs und mehr Procent ihres Gewichts an Wasser. Die Entziehung dieser letzten hygroskopisch gebundenen Wassermengen tötet alle Gewebe ohne Ausnahme.

In der Pflanze spielt das Wasser aber noch eine ganz andere und mannigfaltigere Rolle als die der Durchtränkung und Activirung der Zellen. Es ist nicht nur mittelbar als Lösungs- und Transportmittel dem Stoffwechsel unentbehrlich, sondern auch unmittelbar dadurch, dass seine Substanz (die Elemente H und O) zur Bildung organischer Verbindungen, also direct zur Ernährung verwandt wird; das hierzu verbrauchte Wasser (vgl. p. 169) kann als Constitutionswasser bezeichnet werden. Wasser wird weiterhin zur Festigung der parenchymatischen Zellen durch den Turgor (siehe p. 137ff.) benutzt; es dient dem Wachsthum der Pflanzenzellen, welche es in grossen Mengen in sich aufnehmen und mit Hülfe seines Volumens sich vergrössern und ausbreiten, ohne dazu eines grossen Aufwandes von organischer Substanz zu bedürfen.

Ein weiterer wichtiger Dienst, den das Wasser der Pflanze leistet, besteht in der Einführung der Bodennährstoffe in den Pflanzenkörper. Werden zur Festigung und zumal zur Organvergrösserung schon ansehnliche Mengen Wassers im Pflanzenkörper festgehalten (bis zu 96% in saftigen Geweben), so passiren im Dienste der Nahrungszufuhr noch viel grössere Mengen beständig den Körper der Pflanze, werden durch die Wurzeln aufgenommen und durch die erleichterte Verdunstung in den Blättern wieder ausgeschieden. — Die Transpiration der oberirdischen Theile hebt deren Sättigung mit Wasser stets auf, veranlasst und ermöglicht dadurch den Zustrom von den wasserreicheren Wurzeln her und führt auch wieder zum Verlust der nachgerückten Wassermengen. Die dadurch veranlasste Wasserströmung bezeichnet man deshalb als den Transpirationsstrom. Bei der Verdunstung können nur Wasserdampf und Gase aus dem Pflanzenkörper wieder austreten. Da das von den Wurzeln aufgenommene flüssige Wasser aber auch Salze, Oxyde und andere nicht flüchtige Stoffe in Lösung enthält, so bleiben diese bei der Verdunstung des Wassers in der Pflanze zurück und sammeln sich in derselben mehr und mehr an. Auf diese Zunahme der Mineralstoffe ist es bei dem Transpirationsstrom aber gerade abgesehen. Sie ist durchaus nothwendig, denn das von den Wurzeln aufgenommene Nährwasser ist so arm an Mineralsubstanzen (es enthält kaum mehr feste Bestandtheile als ein gutes Trinkwasser), dass die Pflanze zu wenig von diesen wichtigen Aschenbestandtheilen erlangen würde, wenn sie nur so viel Wasser aufnehmen könnte, als sie in einem gegebenen Augenblick zu fassen vermag.

Die Einrichtungen der Pflanze, welche die Verdunstung des Wassers ermöglichen oder fördern, sind demnach vornehmlich der Ernährung dienstbar. Wäre die Transpiration zur Gewinnung der Mineralstoffe nicht im höchsten Grade nützlich, ja nothwendig, dann würden bei den Pflanzen jedenfalls Vorkehrungen getroffen worden sein, um dieselbe auf das geringste Maass zu beschränken. Erhöht doch die Transpiration das Wasserbedürfniss der Pflanzen im Vergleich zu ihrem bleibenden Wassergehalt ganz unverhältnissmässig, und setzt sie doch die Pflanzen dadurch in erhöhtem Grade der Gefahr des Welkens und Verdorrens aus.

Krautartige Landpflanzen verdunsten nach Berechnungen von Sachs schon in wenig Tagen mehr als ihr eigenes Gewicht an Wasser; mannshohe Tabakpflanzen

und Sonnenrosen bis zu einem Liter im Tag, grössere Bäume nach Schätzungen bis zu 50 und 100 Liter täglich.

Trotz der damit verbundenen Gefahr des Vertrocknens sehen wir die Transpiration durch verschiedene Einrichtungen sogar entschieden gefördert (s. p. 158 ff.); wir sehen sie bei gesteigertem Wasserbedürfniss einen starken Wasserstrom erzeugen, der mit Nährsalzen beladen einströmt und mit Hinterlassung seiner festen gelösten Bestandtheile unsichtbar als Wasserdampf wieder austritt. Die Pflanze verfährt, um zu ihren festen mineralischen Nährstoffen zu kommen, also in ähnlicher Weise mit dem Wasser wie gewisse niedere Thiere (Schwämme, Ascidien), welche zu ihrer Ernährung ständig einen starken Wasserstrom durch ihren Körper bewegen, um die in demselben suspendirten Körperchen in sich anzuhäufen.

Die Aufnahme des Wassers. Wenn im Folgenden von der Aufnahme des „Wassers" in den Pflanzenkörper die Rede ist, so muss immer daran gedacht werden, dass es sich dabei nicht um chemisch reines Wasser handelt, sondern um eine, wenn auch sehr verdünnte wässerige Lösung, welche die verschiedensten Stoffe aus der Atmosphäre, aus den Bodenmineralien und aus dem organischen Humus enthält. Man muss sich weiterhin noch einmal vergegenwärtigen, dass die lebendige Pflanze dieses „Nährwasser" — wie es im Folgenden bezeichnet werden mag — nicht wie ein Filzgewebe unverändert in sich aufsaugt, sondern kraft ihres Wahlvermögens (p. 148) eine gewisse Auslese unter den gebotenen Stoffen trifft.

Niedere Pflanzen, deren Vegetationskörper noch nicht oder nur wenig differenzirt ist, vermögen das Wasser und die gelösten Stoffe überall an ihrer Oberfläche aufzunehmen. Dasselbe gilt im Allgemeinen auch von den untergetauchten Wasserpflanzen, selbst von denen aus den phanerogamen Familien. Die Wasserpflanzen werden ja am ganzen Körper von dem Nährwasser umspült, besitzen oft überhaupt keine Wurzeln (Utricularia, Salvinia), oder ihre Wurzeln dienen vornehmlich als Haftorgane, die der Pflanze lediglich einen Halt und einen festen Standort verbürgen. Anders liegen aber die Verhältnisse bei allen Pflanzen des trocknen Landes, welche Stämme und Blätter in der freien Luft entfalten und welche bei ihrem Wasserbedürfniss auf das im Boden capillar festgehaltene spärliche Wasser angewiesen sind. Um dieses Wasser in hinreichender Menge zu erlangen, sind Organe nöthig, welche sich in dem Boden ausbreiten, das festgehaltene Wasser überall aufsuchen und mit ihm in die engste Berührung treten. Diese Organe müssen das Wasser dem Boden kräftig entreissen und den oberirdischen Theilen zuleiten können. Die genannte Aufgabe erfüllt das Wurzelsystem der Landpflanzen, welches neben der Wasserversorgung die mechanische Aufgabe der Befestigung zu lösen hat, also allen den Einwirkungen widerstehen muss, die zu einer Lockerung der Pflanze auf ihrem Standorte führen könnten.

Umgekehrt wird natürlich auch lockerer Boden von den darin sich verzweigenden Wurzeln erfolgreich zusammengehalten, ein Umstand, welchen man technisch benutzt, um das lockere Erdreich von Dünen, Dämmen, Abhängen oder Schwemmböden durch Anpflanzungen zu befestigen.

Die kleine Scholle Erde, die bei der dichten Besetzung aller geeigneten Standorte der einzelnen Pflanze zur Verfügung steht, wird von einem gut entwickelten Wurzelsystem durch ein wunderbar zweckmässiges Verhalten im höchsten Grade ausgenützt.

Beobachtet man diese Bodenerschliessung beispielsweise an einer keimenden Bohne oder Eiche, so findet man, dass die erstarkende Keimwurzel

sofort senkrecht in den Boden eindringt und in immer grössere Tiefen hinabgeht. Aus dieser Hauptwurzel, die wie ein Pfahl in den Boden eingetrieben erscheint, brechen dann Seitenwurzeln hervor, die entweder wagrecht oder schräg abwärts gerichtet den Boden rings um die Pfahlwurzel durchsetzen. Aus diesen Seitenwurzeln „erster Ordnung" brechen dann ringsum wieder Seitenwürzelchen „zweiter Ordnung" hervor, die von den ersteren nach allen Richtungen seitlich ausstrahlen und so die gelassenen Zwischenräume ausfüllen und der Ernährung dienstbar machen. In dieser Weise kann die Verzweigung des Systems noch weiter gehen, so dass in dem ganzen Wurzelbereich einer grossen Pflanze auch nicht ein Cubikcentimeter Erde zu finden ist, der nicht von einem Wurzelästchen durchwachsen und ausgebeutet würde.

Nicht alle Pflanzen bilden aber tiefgehende Pfahlwurzeln, wie Eiche, Weisstanne, rothe Rübe, Luzerne u. v. a.; andere Gewächse beschränken sich mehr darauf, die oberflächlichen Bodenschichten mit einem seitlich reich verzweigten Wurzelsystem auszubeuten (z. B. Kiefer, Getreidearten). Die Land- und Forstwirthschaft müssen darauf ebenso Rücksicht nehmen, wie auf das unbehinderte Gedeihen des oberirdischen Verzweigungssystems: Pflanzen, welche verschiedene Bodenschichten ausnutzen, lassen sich ohne grossen Nachtheil neben einander und nach einander in demselben Boden cultiviren. Zur Bepflanzung der öffentlichen Wege an Feldern wird man aus gleichem Grunde z. B. die tiefgehende Rüster der flach ihre Wurzeln ausbreitenden Pappel vorziehen.

Fig. 172. Die Spitze eines Wurzelhaars, mit Bodentheilchen verwachsen. Vergr. ca. 240.

Der Gärtner, welchem tiefgehende Pfahlwurzeln bei dem Verpflanzen und bei der Topfcultur hinderlich sind, stutzt die Hauptwurzel bei jungen Sämlingen und erreicht damit zugleich ein gefördertes Wachsthum der Seitenwurzeln.

Ganz besonders tief pflegen nach den Beobachtungen von Volkens die Wurzeln von Wüstenpflanzen zu gehen, welche sich in jenen Tiefen, wo sie Wasser finden, auch reichlich verzweigen.

Zu der Durchsetzung des Bodens mit Wurzelfasern kommt nun eine noch ausgiebigere und vor Allem eine noch viel innigere Erschliessung hinzu. Es bewirken dieselbe dicht bei einander stehende, von den Wurzeloberflächen ringsum gerade abstehende, äusserst zahlreiche und äusserst feine Cylinderchen, welche die feinsten Bodencanälchen durchdringen, die kleinsten Bodentheilchen umspinnen und sich so innig an dieselben anlegen, dass sie förmlich mit denselben verwachsen (bezw. verklebt) erscheinen (Fig. 172). Diese letzten Auszweigungen, die in dem Boden auch das letzte Wassertröpfchen auffinden und die verborgensten Winkel nach Nährstoffen durchsuchen, sind zarte schlauchförmige Auswüchse der Epidermiszellen, die Wurzelhaare (p. 82). Obwohl nur eine mittlere Zellenstärke im Durchmesser erlangend und dem freien Auge nur als feine glänzende Linien erscheinend, erreichen sie doch oft mehrere Millimeter Länge, so dass sie die wasseraufnehmende Oberfläche einer Wurzel ganz ungemein vergrössern. (Bei Pisum, wo etwa 230 Haare auf dem Quadratmillimeter stehen, wird nach F. Schwarz die behaarte Wurzeloberfläche durch sie auf das Zwölffache vergrössert.)

Es ist bemerkenswerth, dass die Wurzelhaare keineswegs die ganze Oberfläche der Wurzeln, nicht einmal die der jüngsten Wurzeln ganz überziehen, sondern nur eine verhältnissmässig kurze Zone hinter der fortwachsenden Wurzelspitze bedecken. Kurze Zeit schon, nachdem sie ihre

grösste Länge erreicht haben und mit den Bodentheilchen an ihrer Spitze in engste Berührung getreten sind, sterben sie wieder ab. Die Wurzelepidermis erscheint dann wieder nackt (Fig. 173). Man kann sich am besten von dieser Thatsache überzeugen, wenn man geeignete junge Pflanzen aus einem lockeren und nicht zu trocknen Boden, in dem die Haarbildung besonders gefördert wird, vorsichtig herauszieht. Nur hinter den fortwachsenden Wurzelenden findet man dann die Bodenpartikelchen in dichter Hülle (als „Hös'chen") mit der Wurzel fest verbunden; das sind aber die Stellen, wo die Theilchen von Wurzelhaaren festgehalten werden. Die älteren Wurzeltheile, zumal auch die der mehrjährigen Gewächse, betheiligen sich später nicht mehr unmittelbar an der Aufnahme des Nährwassers; sie umhüllen sich mit Kork, vermehren durch Dickenzuwachs ihre Leitungsbahnen und dienen dann ausschliesslich der Fortleitung des aus den jüngeren Wurzeltheilen ihnen zuströmenden Wassers. An den jungen Theilen scheint sich die Aufnahme des Wassers vornehmlich auf die behaarte Region oder bei unbehaarten Wurzeln auf eine entsprechend gelegene Zone zu beschränken.

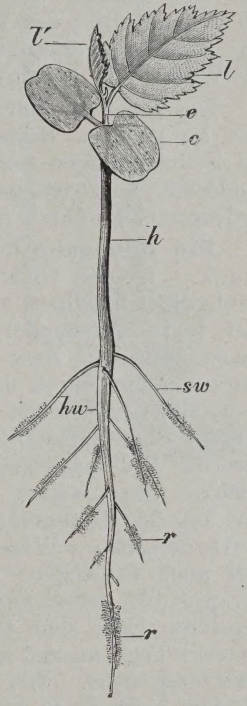

Fig. 173. Keimpflanze der Weissbuche, Carpinus Betulus. Bei *r* nahe den Wurzelspitzen die Region der Wurzelhaare.

Die innige Verbindung der jüngsten Würzelchen mit dem Boden gestattet denselben, selbst die äusserst dünnen Wasserhüllen sich noch nutzbar zu machen, welche so fest an den Bodentheilchen anhaften, dass der Boden unserem Auge und Gefühl vollkommen trocken erscheint. Die letzten Procente werden aber von dem Boden derart festgehalten, dass sie ihm auch von den Wurzeln nicht mehr entzogen werden können. So fand Sachs, dass eine Tabakpflanze in Ackererde 12 %, in Lehmboden 8 % und in Sand $1^1/_2$ % Wasser zurückliess, welches sie dem Boden nicht mehr entreissen konnte. Von den Wurzelhaaren scheinen hauptsächlich jene Stoffe aufgenommen zu werden, welche der Boden vermittels seiner Absorptionskräfte festhält.

Die Absorptionskraft des Bodens beruht theils auf chemischen Umsetzungen und Bindungen, die sich in demselben vollziehen, zum Theil aber auch wohl auf physikalischen Bindungen (durch Oberflächenkräfte). Die im Boden stattfindenden Umsetzungen haben zur Folge, dass vornehmlich Kali- und Ammoniaksalze, sowie auch Phosphate festgehalten werden, indem erstere schwer lösliche Silikate oder Doppelsilikate bilden, während die Phosphorsäure durch Kalk oder Eisen gebunden wird. Magnesia- und Kalksalze werden dagegen nur wenig absorbirt; sie unterliegen gleich den Chloriden, den sehr wichtigen Nitraten und z. Th. auch den Sulfaten stark der Auslaugung. So kommt es, dass von aufgegossener Kalisalpeterlösung das Kali im Boden gebunden bleibt, während Kalknitrat dafür in Lösung geht.

Eine gewisse Rolle bei den Umsetzungen im Boden spielen einerseits auch die Humussäuren, andererseits die Bodenbacterien, denen z. Th. starke oxydirende oder reducirende Wirkungen innewohnen.

Die Bodenabsorption, welche übrigens keine absolute ist und in verschieden

zusammengesetzten Böden verschieden ausfällt (Sandboden absorbirt schlecht), wirkt sehr nützlich durch Aufspeicherung von Nährstoffen, die rasch in grösseren Mengen angesammelt und dann allmählich an die Pflanzen abgegeben werden können.

Als wasserhaltende Kraft wird die Fähigkeit des Bodens bezeichnet, das Wasser capillar so festzuhalten, dass es nicht abfliessen kann. Der von SACHS untersuchte Ackerboden hielt 46%, der Lehm 52% und der Sand nur 21% Wasser auf diese Weise fest.

Die jungen Wurzeln, zumal aber die Haare, scheiden ausser der ausgeathmeten Kohlensäure, welche zur Aufschliessung des Bodens jedenfalls mit beiträgt, noch eine stärkere Säure aus, welche sonst unlösliche Mineralstoffe local auflöst. Polirte Gesteinsplatten, wie Marmor, werden von den darüber wachsenden Wurzeln so angeätzt, dass die Aetzfiguren ein genaues Bild des Wurzelverlaufs darstellen. Dass die ätzende Substanz eine Säure ist, erkennt man aus der Röthung von Lakmuspapier, welches mit Wurzeln in Berührung kommt.

Das vom Wurzelsystem aufgesuchte und durch dessen chemische Thätigkeit an gelösten Bestandtheilen noch bereicherte Nährwasser wird durch die Zellmembranen der Epidermiszellen und ihrer Haare zunächst in die Epidermis aufgenommen und durch die Zellen der Wurzelrinde und die Endodermis hindurch (p. 95) dem Centralcylinder der Wurzel zugeführt.

Die Bewegung des Wassers im Pflanzenkörper. I. Der Wurzeldruck. Welche Ursachen die Richtung und Stärke der Wasserbewegung durch die lebendigen und mit Wasser prall gefüllten Zellen der Wurzelrinde nach dem Gefässbündel hin bedingen, das ist noch nicht ganz aufgeklärt. Die Thatsache selbst, dass das Wasser in die Gefässbündel eintritt, unter Umständen sogar durch namhafte Druckkräfte hinein gepresst wird, lässt sich aber unzweifelhaft und leicht feststellen. Schneidet man nämlich eine starke Staude, eine Sonnenrose, eine Dahlia, eine Maispflanze oder dergl. dicht über der Erde am sogen. Wurzelhals ab und beobachtet die Schnittfläche, die zunächst abgetrocknet wurde, mit einer Lupe, so sieht man nach einiger Zeit aus den Gefässbündeln, und zwar nur aus dem Gefäss- oder Holztheil derselben, Wasser hervorkommen. Bei genauem Beobachten lässt sich auch feststellen, dass das Wasser lediglich aus den Gefässen und Tracheïden selbst hervorquillt. Besonders reichlich ist der Wasseraustritt, wenn die Erde sehr feucht und warm erhalten wird; er dauert dann oft mehrere Tage an und das ausgeschiedene Wasser beträgt bis zu einem halben Liter und mehr. Wie die Untersuchung zeigt, ist dies aber kein reines Wasser, sondern es hinterlässt beim Verdampfen sowohl anorganische als auch organische Rückstände.

Setzt man auf den Wurzelstumpf eine hohe Glasröhre mittels eines dicht schliessenden Kautschukrohres auf, dann wird das ausgestossene Wasser bis zu beträchtlicher Höhe darin hinaufgepresst. Wie gross dabei die Druckkräfte sind, welche das Wasser aus den Gefässen und Tracheïden pressen, lässt sich leicht feststellen, wenn man ein Schenkelrohr auf den Stumpf aufsetzt und mit Quecksilber absperrt (Fig. 174). Die Quecksilbersäule wird dann bei gewissen Pflanzen bis zu 50 und 60, unter günstigen Bedingungen bis zu 100 und mehr Centimetern emporgedrückt. Es sind das Druckkräfte, welche also zum Theil weit über einen Atmosphärendruck hinausgehen können und eine Wassersäule bis zu 6, 8 und 13 m zu heben vermöchten. Da die lebendigen Zellen der Wurzelrinde, welche diesen „Wurzeldruck“ zu Stande bringen, über weit höhere Turgorkräfte ver-

fügen, so liegt in den beobachteten Druckhöhen keine überraschende Leistung vor.

Beobachtet man statt der Druckwirkung die stündliche Ausflussmenge, dann lässt sich die merkwürdige Thatsache feststellen, dass die Wurzel täglich zu bestimmten Stunden mehr, zu anderen Stunden regelmässig weniger Wasser ausscheidet (Perioden des Wurzeldrucks).

Da der Wurzeldruck über so namhafte Kräfte verfügt, so hat man geglaubt, den Auftrieb des Wassers bis in die Krone hoher Bäume durch denselben erklären zu können. Folgende Wahrnehmungen schliessen diese Möglichkeit aber vollkommen aus: Die vom Wurzeldruck gelieferte Wassermenge ist zu Zeiten erheblich geringer als die bei der Transpiration verbrauchte. Bei einigermaassen starker Transpiration, wie sie an einem Sommertag herrscht, kommt der Wurzeldruck daher in der geschilderten Weise überhaupt nicht zur Geltung. Wird eine kräftig verdunstende Pflanze am Wurzelstumpf abgeschnitten, so tritt aus demselben zunächst gar kein Wasser hervor, im Gegentheil, der Stumpf saugt dargebotenes Wasser begierig in sich auf. Erst dann, wenn er selbst mit Wasser gesättigt ist, beginnt die Auspressung des Ueberschusses. Im Freien kommt der Wurzeldruck nur dann in der Pflanze zur Geltung, wenn bei feuchter kühler Luft, wie zumal des Nachts, die Transpiration sehr vermindert ist. Am günstigsten liegen die Umstände dazu im Frühjahr, wenn bei beginnender Wurzelthätigkeit und höchstem Wassergehalt des Holzes das transpirirende Laub noch nicht entfaltet ist. Bei Verwundungen des Holzkörpers quillt dann der „Saft“ aus Gefässen und Tracheïden in Tropfen hervor.

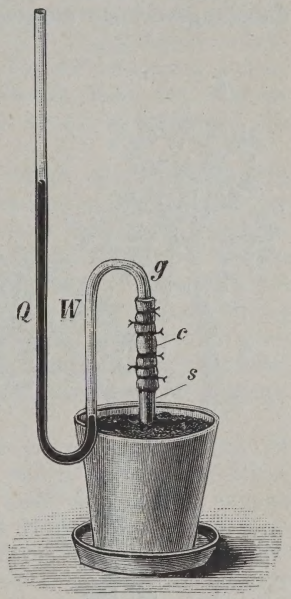

Fig. 174. Kräftige Ausscheidung von Wasser aus einem bewurzelten Stumpf der Georgine (Dahlia variabilis) durch Wurzeldruck. Auf den glatt abgeschnittenen Stumpf *s* ist mittels Kautschukschlauchs *c* das gebogene Glasrohr *g* aufgesetzt. Das aus der feuchten Erde durch die Wurzel aufgenommene Wasser *W* wird aus den Gefässen der Pflanze so kräftig ausgepresst, dass es den Druck der Quecksilbersäule *Q* überwindet.

Das „Bluten“ oder „Thränen“ beschnittener Bäume und Sträucher (besonders auffallend bei der Rebe) ist vornehmlich durch den Wurzeldruck verursacht, die Wurzelzellen werden aber hier auch von den lebendigen Zellen des Holzes (Holzparenchym, Markstrahlen) unterstützt. Der durch den „Blutungsdruck“ ausgepresste „Blutungssaft“ führt ausser mineralischen Salzen oft erhebliche Mengen von organischen Körpern (gelöste Eiweissstoffe, Asparagin, Säuren, besonders aber Kohlehydrate) mit sich; bei einigen Pflanzen ist der Zuckergehalt dieses Saftes so gross, dass Zucker technisch daraus gewonnen werden kann (der Zuckerahorn Nordamerikas mit 2—3 % Zucker im Safte liefert 2—3 Kilo von einem Baum) oder dieser Saft gleich Most oder Biermaische zu berauschenden Getränken vergohren wird. (Birken-Wein, Palm-Wein; die „Pulque“ der Mexikaner aus dem Schafte blühreifer Agaven.)

Auf wesentlich andern Ursachen beruht es, wenn mitten im Winter an wärmeren Tagen, besonders bei Sonnenschein, Wasser aus Bohrlöchern oder andern frischen Holzwunden von Bäumen austropft („Bluten“ im engeren Sinne). Da liegt eine rein physikalische Erscheinung vor, welche durch die Wärmeausdehnung der

Luftblasen im Holz verursacht ist und welche bei jedem winterlich frisch abgeschnittenen Holzstück, das man in den Ofen legt, beobachtet werden kann. Bei entsprechender Abkühlung wird die ganze Menge dieses Wassers natürlich wieder eingesogen.

II. Die Wasserbahnen in der Pflanze. In den lebendigen Geweben einer Pflanze, deren Zellen zeitweise mehr oder weniger Wasser zu ihrem Wachsthum, zur Erhaltung oder Steigerung ihres Turgors und zum Ersatz ihrer Wasserverluste benöthigen, finden ständig kleine Wasserbewegungen zwischen den einzelnen Zellen statt. Dieser Wasseraustausch zwischen concurrirenden Zellen erfolgt aber viel zu langsam, um die ansehnlichen Verdunstungsverluste ausgedehnter und hoch über dem Boden entfalteter Laubflächen zu ersetzen. Um das Wasser aus den Wurzeln rasch und in grossen Mengen zu den Laubflächen zu befördern, bedient sich die Pflanze nicht des lebendigen Parenchyms, sondern ihrer Gefässbündel und zwar des Gefäss- oder Holztheils derselben. Die Zellelemente, in welchen das Wasser sich hier bewegt, besitzen kein lebendiges Plasma mehr. Sie sind als todte Elemente zu betrachten, deren Protoplasma in der Ausbildung ihrer eigenartigen Membranstructur aufging.

Fig. 175. Hales' Versuch über das Saftsteigen im Holz. Bei *Z* wurde der Holzkörper von der Rinde entblösst; trotzdem bleiben die Blätter des Zweiges *b* ebenso frisch wie die des unverletzten Zweiges *c*; *x* ein Gefäss mit Wasser. Facsimile aus Hales: Vegetable Statics 1727.

III. Der Transpirationsstrom. Dass sich der als Transpirationsstrom bezeichnete ausgiebige Wasserstrom, welcher nach den Orten des grössten Verbrauchs gerichtet ist, bei holzführenden Pflanzen lediglich im Holzkörper der Pflanzen bewegt, ist eine schon sehr lang bekannte Thatsache, die sich aus der Beobachtung ergab, dass Pflanzen, bei denen absichtlich oder durch Zufall die Rinde bis zum Holzkörper entfernt worden war, sich trotzdem frisch erhielten. Die nebenstehende Abbildung, einem der ersten Bücher entnommen, welche die Lebensvorgänge in Pflanzen exact behandelten (Essays of vegetable statics von Steph. Hales 1727), zeigt einen dies beweisenden Versuch. An dem Aste *b* (Fig. 175) sind bei *Z* alle Gewebe bis auf den dünnen Holzkörper fortgenommen worden. Dass trotzdem die Blätter dieses Astes ebenso frisch bleiben wie die des andern Astes *c* beweist, dass der Transpirationsstrom nicht durch die Rinde, sondern durch den Holzkörper sich bewegt. Entfernt man dagegen aus einem Zweige sorgfältig eine Strecke weit den Holzkörper und lässt die Rinde im Zusammenhang, so welken die Blätter über der Operationsstelle so rasch wie an einem völlig abgeschnittenen Zweige. — Zu den gleichen Ergebnissen führten Versuche mit krautigen Pflanzen, in denen der Gefässtheil der Gefässbündel die Wasserleitung besorgt.

Eine verdünnte Lösung von Lithiumsalpeter, die man in der unverletzten Pflanze aufsteigen lässt, bewegt sich, wie Sachs spectralanalytisch nachweisen konnte, zunächst ausschliesslich im Holzkörper, bevor sie von da in die andern

Gewebe seitwärts eintritt. Mit Hülfe dieser Lösung haben Pfitzer und Sachs auch die Geschwindigkeit des Transpirationsstromes festgestellt; je nach der Pflanze und den äusseren Transpirationsbedingungen ist dieselbe natürlich verschieden gross, erreicht unter günstigen Umständen nahezu 1 m und kann bis zu 2 m und mehr in der Stunde betragen. — Die vorerst ausschliessliche Färbung des Holzkörpers, welche bei dem Aufsteigen von Farbstofflösungen beobachtet wird, kann die ausschliessliche Betheiligung des Holzes an der Leitung des Transpirationsstromes zwar nicht einwurfsfrei beweisen und ebensowenig zur Bestimmung der maximalen Geschwindigkeit des Transpirationsstromes dienen, weil der Farbstoff der Lösung entzogen und zurückgehalten wird. Doch lässt sich mit Hülfe aufsteigender geeigneter Farbstoffe, welche das Holz färben, immerhin die Bahn des Transpirationsstromes deutlich hervorheben. Besonders geeignet hierzu sind die durchsichtigen Stengel der Impatiens parviflora, die Blätter von stark panachirtem Mais, die Blüthenblätter von weissen Lilien, Camellien, von Philadelphus u. a., in denen sich die gefärbten Gefässbündel als ein zierliches Netz abheben.

Entsprechend dieser Aufgabe der Gefässtheile findet man dieselben in Wasserpflanzen und Succulenten, in denen die Transpiration fehlt bezw. nur schwach auftritt, sehr spärlich entwickelt. Die höchste und massigste Ausbildung erreichen dagegen die secundären Gefässtheile als Holzkörper in den Landpflanzen, besonders bei Bäumen mit starker Belaubung. Es ist freilich nicht das gesammte Holz eines dicken Stammes, welches der Wasserleitung dient; dieselbe ist vielmehr stets auf die jüngsten Jahresringe beschränkt. Wo Kernholz gebildet wird, ist dieses unter allen Umständen von der Leitung ausgeschlossen; im Splinte sind die jüngsten Jahresringe die bestleitenden.

Ueber die bewegenden Kräfte des Transpirationsstromes ist man heute noch im Unklaren. Die Transpiration selbst schafft vor Allem den Platz für nachkommendes Wasser; sie liefert nicht die Kräfte, welche nöthig sind, um die Wassermassen innerhalb des Holzes auf weite Entfernungen in so rasche Bewegung zu bringen. Jede Arbeitsleistung setzt aber entsprechende Kräfte voraus und die Leistung, welche das Heben grosser Wassermassen bis in den Gipfel hoher Bäume, in die Krone von Pappeln oder gar der 150 m hohen Eucalypten bewirkt, ist zudem recht namhaft. Es würde schon eine ziemlich kräftige Maschine erfordern, um das Wasser auf diese Höhen hinauf zu schaffen. Bisher hat man sich aber vergeblich bemüht, die Natur einer ausreichenden wasserhebenden Kraft in der Pflanze zu ergründen, und alle zeitweilig aufgestellten Vermuthungen mussten nach neuen Erfahrungen wieder fallen gelassen werden.

Dass der Wurzeldruck den Auftrieb während der Transpiration nicht besorgen kann, wurde p. 155 erörtert.

Diosmotische Strömungen verlaufen zu langsam, um hier in Betracht zu kommen, und es fehlt ausserdem auch die für eine solche Bewegung nothwendige bestimmte Vertheilung osmotisch wirksamer Stoffe.

Auf Capillarität kann der Transpirationsstrom auch nicht beruhen. Erstens fehlen die zusammenhängenden Capillaren in Nadelhölzern beispielsweise vollständig, in andern Pflanzen sind sie nur auf verhältnissmässig kurze Strecken gegeben. Zweitens stehen den concaven Menisken im Holzkörper keine flacheren oder gar convexen Wasserflächen gegenüber, wodurch erstere doch nur wirksam werden könnten. Auch würde die capillare Steighöhe, die in Gefässen und Tracheïden noch geringer ist als in gleich engen Glasröhren, nicht entfernt an die Höhe eines mittelgrossen Baumes hinanreichen; im Uebrigen nimmt die Bewegung capillar gehobener Flüssigkeit mit zunehmender Steighöhe so rasch ab, dass eine ausgiebige Beweguug schon aus diesem Grunde nicht möglich wäre.

Auch der Luftdruck ist nicht die Kraftquelle der Transpirationsströmung. Zwar enthalten die Gefässe und Tracheïden lebhaft transpirirender Pflanzen neben kurzen Wassersäulchen verdünnte Luft, wie das Eindringen von Quecksilber in dieselben beweist, wenn unverletzte verdunstende Pflanzen unter Quecksilber durchschnitten werden. Da die Wasserbahnen aber alle ringsum gegen die Atmosphäre fest abgeschlossen sind, so kommt der äussere Luftüberdruck in diesem System gar nicht zur Geltung. Die Luftverdünnung innerhalb der Pflanze lässt aber auch keine solche Vertheilung erkennen, die zu einer continuirlichen Wasserströmung Anlass geben könnte. Wenn man ausserdem daran denkt, dass der volle Atmosphärendruck einer Wassersäule von nur etwa 10 Metern das Gleichgewicht halten kann, dass das Wasser aber auch in die Kronen von 60 und 100 m hohen Wellingtonien leicht hinauf steigt, und dass Zweige oft einer starken Saugung entgegen Wasser aufzunehmen vermögen (vgl. p. 162), so wird man die ganze Unzulänglichkeit des Luftdruckes sofort übersehen.

Dem gasförmigen Aufsteigen in den Hohlräumen und der darauf folgenden Condensation in den Blättern steht sowohl der anatomische Bau des Holzes, die Unterbrechung der Hohlräume durch Wassersäulchen wie auch die Temperaturvertheilung in der Pflanze im Wege. Aber ganz abgesehen davon, wäre auch die eigentliche Aufgabe des Transpirationsstromes, die Beförderung der Nährsalze, auf diesem Wege nicht zu erfüllen.

Es lag bei alledem nahe, an eine Mitwirkung der lebendigen Zellen zu denken, welche in dem Holzkörper überall vertheilt sind, die auch allerorts über namhafte osmotische Druckkräfte verfügen und zudem eine regulatorische Reizbarkeit in den Dienst dieser Function stellen könnten. Neuere Versuche, welche ergaben, dass selbst die giftigsten Lösungen, die sofort alles lebendige Plasma abtöten, tagelang in grosser Menge bis in die obersten Gipfel hoher Bäume befördert werden, schliessen aber auch die Mitwirkung dieser lebendigen Elemente bei dem Transpirationsstrom wohl endgiltig aus.

Die heute verbreitetste Anschauung, dass sich das Wasser in den Hohlräumen des Holzes und zwar innerhalb der Gefässe und Tracheïden bewege, eine Vorstellung, welche durch eine Reihe von Beobachtungen wie auch durch die Structureigenheiten des Holzes gestützt wird, muss die Frage nach einer ausreichenden Ursache dieser Wasserbewegung noch offen lassen.

In anderer Weise suchte die Sachs'sche Imbibitionstheorie die Frage zu lösen, indem sie annimmt, dass das Wasser innerhalb der verholzten Wände sich bewege und dass die Kräfte in molecularen Anziehungen und Gleichgewichtsstörungen zwischen Wasser und Membransubstanz zu suchen seien.

Wenn man in neuerer Zeit zur Erklärung des Saftsteigens die innere Cohäsion des Wassers heranzieht, um die unmittelbare Uebertragung der Saugung (wie sie durch die Transpiration der Blätter gegeben ist) auf die Wurzelzellen geltend zu machen, so ist mit dem versuchten Nachweis einer directeren Uebertragung der Saugung, als sie bisher angenommen wurde, selbstredend keineswegs der Beweis erbracht, dass jene Saugung zur Fortbewegung des Transpirationsstromes nun auch ausreicht.

Die Abgabe des Wassers. Wie erwähnt, wird der die Nährsalze zuführende Wasserstrom nur dadurch in seiner Stärke unterhalten und ermöglicht, dass der Pflanzenkörper andererseits ständig Wasser verliert. Diese Ausscheidung von Wasser aus der Pflanze erfolgt aber auf zweierlei Weise: Durch Verdunstung und durch Ausstossung in tropfbar flüssigem Zustand. Die gasförmige Ausscheidung durch die Spaltöffnungen und Zellwände hindurch, die Transpiration, ist das ergiebigste Ausscheidungsmittel. Seltener und auch weniger leistungsfähig tritt die Tropfenausscheidung hinzu.

I. Die Transpiration. In der Umhüllung mit Kork, Cuticula und Wachs stehen der Pflanze sehr wirksame Mittel gegen erhebliche Wasserverluste zur Verfügung. Eine mit dicker Cuticula und Wachs überzogene Kürbis-Frucht erleidet selbst nach monatelangem Abtrennen von der Mutterpflanze keine erheblichen Wasserverluste, und ebenso verhält sich eine von dünner Korkschicht umhüllte Kartoffel-Knolle oder ein Apfel. Die grünen Ernährungsorgane sollen zur Concentrirung der Nährsalze aber Wasser abdunsten; deshalb machen sie von solchen Einrichtungen nur wenig Gebrauch, wir finden sie sogar mit Einrichtungen ausgestattet, welche die Verdunstung geradezu fördern.

Sämmtliche Zellhäute lebender Organe sind mit Wasser durchtränkt, und wenn der Cuticularbeleg der Oberhäute nicht zu stark entwickelt ist, so verdunstet auch aus unverletzten Zellen stets Wasser. Die Menge desselben ist natürlich um so grösser, je grösser die verdunstenden Flächen sind. In der flachen Ausbreitung der Laubblätter liegt demnach bereits eine Einrichtung vor, welche die Transpiration begünstigt.

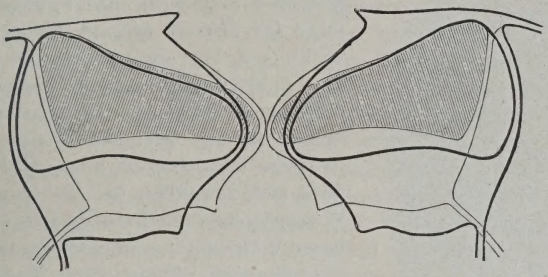

Fig. 176. Spaltöffnung von Helleborus spec. im Querschnitt. Die dicken Linien zeigen die Form der Schliesszellen bei geöffnetem Spalt, die feineren Linien bei geschlossenem Spalt. (Nach SCHWENDENER.) Der Hohlraum der Zellen im geschlossenen Zustand wurde hier schraffirt; er ist sichtlich kleiner als bei geöffneten Schliesszellen.

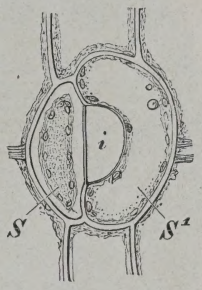

Fig. 177. Spaltöffnung vom Perigonblatt der Galtonia candicans. *S* Schliesszelle bei aufgehobenem Turgor mit gerader Spaltwand, S^1 stark turgescirende Schliesszelle mit gewölbter Spaltwand, den Spalt *i* halbseitig öffnend. Nach LEITGEB.

Die grösste Förderung erfährt die Verdunstung aber durch die zahllosen Spaltöffnungen (Luftspalten), welche die Epidermis durchsetzen und welche den Wasserdampf, von dem die Luft der Intercellulargänge gesättigt ist, auch aus dem Innern der Pflanze ungehindert austreten lassen. Diese Spalten besitzen zwar eine sehr geringe Weite (0,0005 mm und weniger), so dass kein Staub, aber auch kein Wasser durch sie in das Innere eindringen können. Gewöhnlich sind sie aber in so ungeheuerer Anzahl vorhanden (vgl. p. 81), dass dadurch ihre Kleinheit in der Gesammtwirkung wieder ausgeglichen wird. Wenn man berücksichtigt, dass ein einziges mittelgrosses Kohl-Blatt (Brassica oleracea) mit ca. 11 Millionen, ein Blatt der Sonnenrose (Helianthus annuus) mit ca. 13 Millionen Luftspalten versehen ist, so kann man ermessen, wie sehr die Verdunstung durch diese feine siebartige Durchlöcherung der Oberhaut gefördert werden muss.

In den Luftspalten besitzt die Pflanze zudem eine Vorrichtung, um die Verdunstung zu reguliren. Die Spalten, welche die Ausmündungen der Intercellularräume bilden, sind von den beiden Schliesszellen umgeben (p. 80). Wie der Name „Schliesszellen“ schon andeutet, vermögen die-

selben den Luftspalt zwischen sich völlig zu verschliessen und dadurch die Verdunstung erheblich einzuschränken. Das Schliessen und Oeffnen des Spaltes erfolgt durch Turgoränderungen in den Schliesszellen oder den benachbarten Epidermiszellen. Vermöge der eigenartigen Wandverdickungen, der Elasticität und seitlichen Anheftung der Schliesszellen führen Turgorschwankungen in denselben nämlich zu Gestaltsveränderungen, derart, dass eine Steigerung der Turgescenz die Zellen höher, eine Verminderung des Innendruckes sie aber flacher werden lässt. Der erste Vorgang hat demgemäss das Oeffnen, der zweite den Verschluss des Spaltes zur Folge, wie das aus den vorstehenden Abbildungen Fig. 176 und 177 ohne Weiteres hervorgeht.

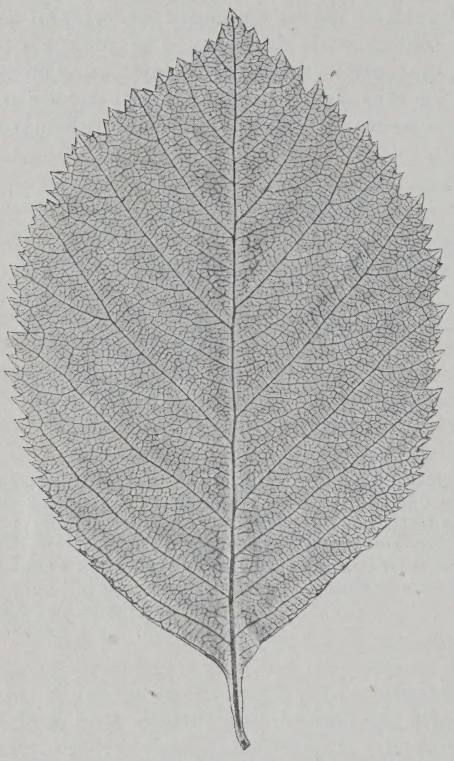

Fig. 178. Gefässbündelverlauf (Nervatur) in dem Blatte einer Crataegus. Lichtdruck in nat. Gr.

Die sogen. Nebenzellen (p. 80) der Schliesszellen greifen bei manchen Pflanzen in diese Arbeitsleistung ein, die in ihren Einzelheiten, je nach dem wechselnden Bau dieser Gebilde, etwas verschieden ausfällt. Das Oeffnen und Schliessen des Spaltes erfolgt auf äussere wie auf innere Einwirkungen hin; dabei arbeiten aber die Spaltöffnungsapparate bei verschiedenen Pflanzenarten keineswegs immer in der gleichen Weise, im Grossen und Ganzen aber doch so, dass sich dieselben bei eintretendem Wassermangel (noch vor Eintritt sichtbaren Welkens) zu schliessen beginnen, sich dagegen öffnen, wenn eine lebhafte Transpiration für die Pflanze von Vortheil ist (im Licht, feuchter Luft u. s. w.). Auch die Quantität und Qualität der im Transpirationswasser gelösten Stoffe wirkt merkwürdiger Weise auf die Weite der Spalten stark ein. Ihre Weite und mit ihr die Verdunstung vermindert sich, wenn mit dem Transpirationsstrom mehr Nährsalze als gewöhnlich zugeführt werden und die Concentration derselben in schädlicher Weise zunehmen könnte. Alkalien führen im Allgemeinen eine Steigerung, Säuren eine Verminderung der Transpiration herbei: Es ist also ein äusserst feinfühliger Apparat, der hier an der Pflanze thätig ist.

Es wurde bereits im morphologischen Theil darauf hingewiesen, dass die Spaltöffnungen vorzugsweise auf den Blattflächen zu finden sind; die Blätter sind demnach geradezu als Organe der Transpiration (und Assimilation p. 166) zu betrachten. Dies lehrt auch die ausserordentlich reiche Verzweigung der wasserführenden Bahnen in den Blattflächen. Wie sich nämlich der dicke Röhrenstrang einer Wasserleitung an dem Verbrauchsorte in ein Netz kleiner Röhrenzweige auflöst, so verzweigen sich auch die Gefässbündel, die unverzweigt und langgestreckt durch den Stengel liefen, nun mit einem Male, sobald sie in die Blattspreite eintreten. Die

beigegebene Abbildung Fig. 178 stellt die Nervatur, d. h. den Gefässbündelverlauf in einem Crataegus-Blatte dar, wobei die feinsten Auszweigungen, die nur mikroskopisch zu verfolgen sind, nicht einmal wiedergegeben sind. Durch dieses Zuleitungssystem kann jedem Quadratmillimeter das Nährwasser reichlich und unmittelbar aus den Wurzeln zugeführt werden. Dass aber gerade die Blätter so reichlich damit versorgt werden, das hat seine bestimmte Ursache. Die Blätter sind nämlich die Laboratorien der Pflanze, in welchen aus der Kohlensäure der Luft, aus Wasser und den Nährsalzen des Bodens die organischen Baustoffe dargestellt werden; deshalb finden wir hier auch die gleichmässige Ausbreitung und die geförderte Eindampfung des Nährwassers. Die Leistungen der Blätter im Verdunsten des Wassers sind denn auch geradezu überraschend. Eine kräftige Staude, beispielsweise eine Sonnenrose von Mannshöhe, verdunstet an einem heissen Tage über ein Liter Wasser. Man hat nachgerechnet, dass ein Morgen mit Kohlpflanzen in vier Monaten zwei Millionen Liter, ein solcher mit Hopfen drei bis vier Millionen Liter Wasser verdunstet. Was ein einziger grosser Baum täglich verbraucht, rechnet nach vielen Eimern. Für eine einzeln stehende Eiche mit etwa 700,000 Blättern berechnete man das verdunstete Wasser von Juni bis Oktober, also in fünf Monaten, zu 111,225 kg.

Nach Dietrich werden im Durchschnitt pro 1 Gramm producirte Trockensubstanz 250—400 gr Wasser verdunstet.

Transpirationsversuche. Die Verdunstung der Pflanzen, welche sich unserer unmittelbaren Wahrnehmung entzieht, lässt sich mit einfachen Hülfsmitteln nachweisen und in ihrer Grösse bestimmen. Einmal ist das möglich durch Benutzung der Wage, welche den durch die Verdunstung entstehenden Gewichtsverlust angiebt. — Wird andererseits der transpirirende Pflanzentheil luftdicht in einen geschlossenen Raum (Glasglocke) eingeführt, in dem concentrirte Schwefelsäure oder Chlorcalcium die Wasserdämpfe absorbirt, so hat man umgekehrt an der Volumzunahme oder an der Gewichtszunahme dieser Substanzen ein Maass für das von der Pflanze abgegebene Wasser. — Der Wasserverbrauch einer Pflanze lässt sich aber auch unmittelbar sehen, wenn man das aufzunehmende Wasser einer engen Röhre entziehen lässt. Schon bei geringem Verbrauch verschiebt sich der Wasserstand in einer solchen Röhre ganz bedeutend und zwar um so schneller, je enger dieselbe ist. Ein entsprechend zusammengestellter Apparat kann daher den Wasserverbrauch eines transpirirenden Zweiges sehr anschaulich vorführen.

Sehr einfach lässt sich nach Stahl die hervorragende Rolle der Spaltöffnungen für die Transpiration durch die Kobaltprobe zeigen. Diese beruht darauf, dass das in wasserfreiem Zustande tiefblaue Kobaltchlorür durch Wasseraufnahme zu hellem Rosa sich entfärbt. Wird ein mit jenem Kobaltsalz getränkter und scharf getrockneter Papierstreifen zwischen Glasplatten um ein Blatt gelegt, so entfärbt sich zuerst das Papier an der mit Spaltöffnungen besetzten Blattseite und zwar je nach der Oeffnungsweite der Spalten schneller oder langsamer. Es kann daher die Kobaltprobe auch benutzt werden, um die wechselnde Oeffnungsweite der Spalten festzustellen.

Man wird bei allen Versuchen die Erfahrung machen, dass gewisse Pflanzen in der Zeiteinheit mehr, andere weniger Wasser verdunsten, was mit ihrer Flächenentwickelung und ihrer sonstigen feineren Organisation (Zahl und Weite ihrer Luftspalten, Cuticula, Kork, Behaarung u. s. w.) zusammenhängt. Aber auch ein und derselbe Spross transpirirt nicht immer gleichmässig; das kommt daher, dass äussere und innere Ursachen nicht nur die Weite der Spaltöffnungen verändern, sondern dass äussere Verhältnisse die Transpiration auch rein physikalisch ebenso beeinflussen wie die Verdunstung eines freien Wasserspiegels. Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft steigern die Verdunstung physikalisch, während Beleuchtung dieselbe physiologisch fördert. Beide Momente wirken zusammen dahin, dass

am Tage die Verdunstung im Allgemeinen weit stärker ist als des Nachts. Manche Pflanzen, die, wie Impatiens parviflora, an heissen trocknen Tagen leicht welken, werden daher mit dem Eintritt der Nacht wieder frisch.

Die Saugkraft transpirirender Sprosse. Ein abgeschnittener und mit der Schnittfläche in Wasser gestellter Spross zeigt durch sein Frischbleiben an, dass er das Wasser bis in seine obersten Zweigspitzen zu heben vermag. Die Saugkraft des Laubsprosses ist mit dieser Leistung aber noch nicht erschöpft: Luftdicht mit einem langen wassergefüllten Rohre verbunden, vermag ein solcher Spross leicht eine Wassersäule von 2 Metern und mehr zu tragen und emporzusaugen. Wird das untere Ende des Rohres in Quecksilber gebracht, wie es Fig. 179 zeigt, dann sieht man, wie selbst das schwere Quecksilber von dem transpirirenden Spross bis zu ansehnlicher Höhe emporgehoben wird. Kräftige, sonst unverletzte Coniferenzweige nehmen sogar noch unter der Saugung einer vollen Atmosphäre Wasser durch die Schnittfläche auf, sind also im Stande, das Quecksilber bis zu Barometerhöhe (760 mm) hoch zu heben, ohne dabei zu welken. Bedingung für eine Bethätigung der Saugung ist natürlich ein luftdichter Abschluss der Wasserbahnen, der in der Pflanze thatsächlich gegeben ist.

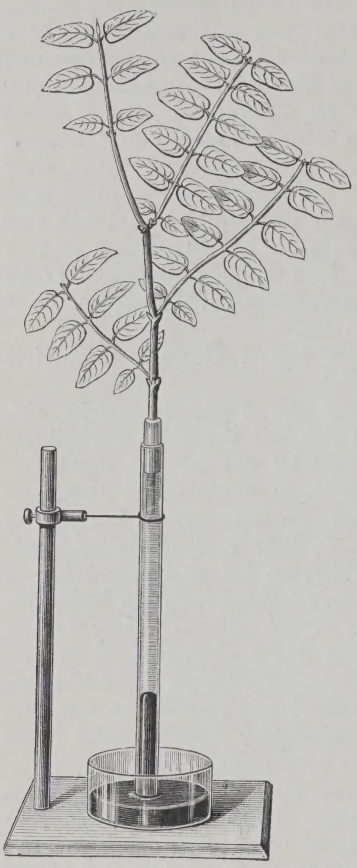

Fig. 179. Saugkraft eines transpirirenden Sprosses. Der beblätterte Spross ist luftdicht in ein wassergefülltes Glasrohr eingeführt, dessen unteres offenes Ende in Quecksilber taucht. Durch die Saugung des Zweiges bei der Transpiration wird das Quecksilber gehoben. (Aus DETMER, physiol. Prakt.)

II. Ausscheidung flüssigen Wassers. Nicht so allgemein wie die Wasserabgabe durch Verdunstung ist die Wasserausscheidung in tropfbar flüssigem Zustand aus unverletzten Pflanzen. Beobachtet man junge Gräser, Blätter der Alchemilla oder der Kapuzinerkresse frühmorgens nach einer regenlosen, aber feuchtwarmen Nacht, dann sieht man an den Blattspitzen und Rändern glitzernde Wassertropfen sitzen, die langsam an Grösse zunehmen, abfallen und durch neue kleine Tröpfchen ersetzt werden, die also keine Thautropfen sind, obwohl man sie meist mit solchen verwechselt. Diese Wassertropfen werden aus dem Blatte selbst abgeschieden: Beim Mais nahe der Blattspitze, bei Alchemilla an jedem Blattzähnchen, bei der Kapuzinerkresse an den stumpfen Ecken der Blattfläche, nach denen die sieben Hauptnerven hinlaufen (Fig. 180). Steigt dann später die Sonne höher, wird die Luft wärmer und relativ trockner, dann verschwinden diese Tropfen, können aber auch am Tage alsbald wieder zum Vorschein kommen, wenn man eine Glasglocke über die Pflanzen stülpt oder sonstwie die Verdunstung herabsetzt. Wenn dann die Pflanze durch die Wurzelthätigkeit wieder von Wasser strotzt, wird das Uebermaass von neuem in Tropfen ausgepresst. Diese kommen entweder aus besonderen Wasserspalten (p. 81)

hervor, in andern Fällen jedoch aus gewöhnlichen Spaltöffnungen (Luftspalten), aus Grübchen der Epidermis, oder werden durch verschieden geformte Haare ausgeschieden; bei Datura hat man sogar beobachtet, dass dieselben durch die Wände gewöhnlicher Oberhautzellen ausgeschieden werden.

Durch künstliches Einpressen von Wasser in abgeschnittene Sprosse kann man die Tropfenausscheidung an Blättern ebenfalls hervorbringen.

Ganz besonders auffallend ist die Tropfenausscheidung bei manchen grossblätterigen Aroideen, an deren Blattspitzen das Wasser oft in kurzen Zwischenräumen (zuweilen jede Secunde) abtropft. Bei einer Colocasia werden diese Tropfen sogar auf kurze Strecken fortgeschleudert. Bei Spathodea, einer tropischen Bignoniacee, wird merkwürdiger Weise der vom Kelch umschlossene Hohlraum, worin sich die jungen Blüthentheile entwickeln, ganz mit Wasser angefüllt. Auch an einzelligen Pflanzen, besonders an Schimmelpilzen (Mucor, Pilobolus, Phycomyces) ist oft eine reichliche Ausscheidung von Wassertröpfchen wahrzunehmen. Das Wasser wird hier durch die Zellwand hindurch gepresst.

Die wasserausscheidenden Organe, welche HABERLANDT unter dem Namen Hydathoden zusammenfasst (p. 78, 85, 97), pressen zum Theil das Wasser gleich thierischen Schweissdrüsen selbstthätig aus, zum anderen Theil dagegen lassen sie das Wasser lediglich durchfiltriren, wenn der Blutungsdruck eine bestimmte Höhe erreicht.

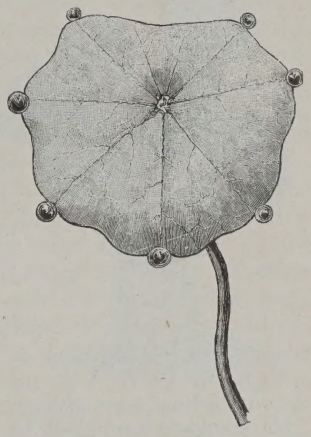

Fig. 180. Ausscheidung von Wassertropfen aus einem Blatte der Kapuzinerkresse (Tropaeolum majus).

Man könnte versucht sein zu glauben, dass die Ausscheidung flüssigen Wassers bei schwacher Transpiration die Aufgabe der Verdunstung zu übernehmen habe. Der Umstand, dass das austretende Wasser in diesem Falle nicht reines Wasser wie bei der Transpiration ist, sondern immer Salze, zuweilen auch organische Stoffe enthält, spricht jedoch dafür, dass sich die beiden Vorgänge in ihrer Wirkungsweise nicht vollkommen decken. Die ausgeschiedenen Salze sind dabei manchmal so reichlich im ausgepressten Wasser enthalten, dass sie nach der Verdunstung der Tropfen als kleine Krusten zurückbleiben (Kalkschüppchen der Steinbrech-Arten).

Die mit dem Wasser ausgeschiedenen und in demselben gelösten Stoffe spielen geradezu die Hauptrolle bei den Aussonderungen der Nektarien, bei denen der Verdauungsdrüsen der Insectivoren (p. 183) und beim Ausscheiden der klebrigen Narbenfeuchtigkeit. — Von einzelnen Pflanzen wird überschüssiges Wasser in hohlen Stammgliedern und Blattstielen abgeschieden (Kürbis) und bei Wassermangel aus diesen Reservoiren wieder absorbirt.

Besondere Einrichtungen der Wasserversorgung. In der Verschlussfähigkeit der Spaltöffnungen besitzen die meisten Landpflanzen eine Einrichtung, welche es ihnen ermöglicht die Transpiration bei zeitweiligem Wassermangel zu vermindern. In Gegenden, wo der Wassermangel nicht zu den Ausnahmen gehört, sondern wochen- und monatelang die Regel bildet, wie in Wüsten, Felseinöden oder regenarmen Landstrichen, da können nur Pflanzen ihr Leben fristen, welche entweder ein völliges Austrocknen ohne Schaden ertragen (p. 149), oder welche mit dem spärlich gebotenen Wasser lange Zeit hauszuhalten vermögen. Das Letztere ist nur möglich durch eine äusserste Einschränkung der Verdunstung und durch die Aus-

bildung von Organen, in welchen ein zeitweiliger Wasserüberschuss für die Zeit der Noth aufgespeichert werden kann.

Als Schutzmittel gegen die Verdunstung dienen Kork und starke Cuticularüberzüge, beschränkte Anzahl und geringe Weite der Spaltöffnungen, sowie deren Verlegung in Höhlen und Einsenkungen. Das Einrollen der Blätter (zumal der mit Luftspalten besetzten Seite), sodann ein dichter Haarfilz der Blätter oder ihre senkrechte Stellung, welche der vollen Besonnung ausweicht, sind ebenso häufige Schutzmittel gegen starke Transpiration. Den wirksamsten Schutz gegen dieselbe bietet aber entschieden die Reduction der transpirirenden Flächen, also die Verkleinerung der Blattflächen oder deren gänzliches Schwinden.

Senkrechte Blattstellung oder der Ersatz der Blätter durch senkrecht gestellte verbreiterte Blattstiele (Phyllodien) zeichnet vor Allem die Flora Australiens aus. Dichter Haarfilz dagegen überzieht z. B. die Blätter vieler südafrikanischer Proteaceen (Leucadendron argenteum). Einzelne Gräser (Stipa capillata, Festuca alpestris, Sesleria tenuifolia und punctoria u. a.) rollen oder klappen ihre Blätter zur Zeit der Dürre mit Hülfe besonderer Charniere zu einer engen Röhre zusammen, in deren Innenraum die luftspaltentragende Blattfläche vor Verdunstung geschützt liegt. Reduction der Blätter ist eingetreten bei Ginster-Arten und Sarothamnus, wie auch bei den cypressenartigen Coniferen. Vollständiger Verlust aller Blattflächen ist bei den meisten Cacteen zu bemerken, bei welchen ausserdem der Stamm zu einem Wasserreservoir fleischig angeschwollen ist (vgl. Fig. 25). Diese als Succulenz bezeichnete Anschwellung hat sich auch bei den Bewohnern trockner Standorte aus andern Familien eingestellt, so bei vielen Euphorbiaceen (Fig. 181), bei Compositen (Kleinia articulata), Stapelien u. a. Man hat berechnet, dass die Verdunstung eines grossen Kugelcactus dank der succulenten Ausbildung nur den 6000sten Theil der Verdunstung einer gleichschweren Schlingpflanze (Aristolochia) beträgt. — Statt des Stammes können auch die Blätter selbst succulent entwickelt sein wie bei unserer Hauswurz und anderen Sempervivum-Arten, bei vielen Sedum-, Aloë- und Agave-Arten. Stamm und Blätter sind dagegen gleichmässig succulent bei manchen Mesembryanthemum-Arten. Als Wasserspeicher dient anderen Pflanzen das Parenchym von Stammknollen (epiphytische Orchideen) oder verdickte Wurzeln (Oxalideen). Viele epiphytische Bromeliaceen fangen das Regenwasser in ihren wasserdicht zusammenschliessenden Blattrosetten auf und saugen dasselbe durch Schuppenhaare, welche die Blattflächen bedecken, begierig ein wie Tillandsia-Arten u. a. Baumbewohnende Orchideen und Aroideen sammeln das Regenwasser in einem Schwammgewebe, welches sich durch Wucherung aus der einfachen Wurzelepidermis entwickelt (Velamen radicum p. 86). Andere epiphytische Orchideen, Aroideen und Farne (Asplenium Nidus z. B.) bereiten sich künstlich ein schwammartig wirkendes Wasserreservoir, indem sie in ihren trichterartig zusammenschliessenden Blattrosetten oder in Luftwurzelmassen den hineinfallenden Humus sammeln. In diese Composterde wächst nach oben ein dichtes Geflecht von Nährwurzeln, welches dem feuchten Humusneste Wasser und Nährstoffe entnimmt. Manche Frullanien (an Buchenrinde häufige Lebermoose) besitzen andrerseits capillare krugartige Wasserbehälter auf der Unterseite ihres Thallus (Fig. 319). Ein besonders merkwürdiger Fall der Wasserversorgung liegt aber

Fig. 181. Euphorbia globosa, eine succulente Wolfsmilch. An den oberen kugeligen Sprossen sind die verkümmerten Blättchen zu sehen, die alsbald abfallen. Etwas verkleinert.

bei der epiphytischen Dischidia Rafflesiana vor, wo eine Anzahl der Blätter als tiefe Urnen mit schmaler Eingangsöffnung ausgebildet werden und die Wurzeln der Pflanze zum Theil in diese Behälter hineinwachsen und sich darin verzweigen. — Es erscheint im ersten Augenblick widersinnig, dass auch Pflanzen, welche wie die Mangrove-Bäume ganz im Wasser stehen, gewisse Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration besitzen. Da diese Bäume aber im Meereswasser oder stark brakigem Salzwasser wachsen, kommt es hier darauf an, die Anhäufung allzu grosser Salzmengen in den Geweben zu verhindern.

Die Aneignung des Kohlenstoffes (Assimilation).

Wenn man bei Stoffen, die sämmtlich nothwendig zur Ernährung eines Organismus sind, überhaupt noch zwischen wichtigeren und unwichtigeren unterscheiden könnte, so müsste man den Kohlenstoff unstreitig für den wichtigsten unter den Nährstoffen einer Pflanze erklären. Alle und jede organische Substanz enthält Kohlenstoff; es giebt kein anderes Element, welches hier den Kohlenstoff zu ersetzen und Substanzen in so unübersehbarer Mannigfaltigkeit und Fülle zu bilden vermöchte wie sie der Kohlenstoff in den Organismen sowohl, als im chemischen Laboratorium schafft. Die ganze organische Chemie ist ja nur die „Chemie des Kohlenstoffes". Die aus organischen Stoffen aufgebauten Organismen verdanken die Möglichkeit ihrer Existenz in letzter Linie also den Eigenschaften des Kohlenstoffes.

Dass die Pflanze wirklich Kohlenstoff, freilich in versteckter Form, enthält, das braucht uns aber nicht erst die chemische Analyse zu lehren. Jeder brennende Holzspahn, jedes glimmende Streichholz zeigt durch seine „Verkohlung" den Gehalt an diesem Stoffe an. Die Betrachtung eines Stückes Holzkohle, in welchem sich die feinste Holzstructur erhalten hat, lässt weiterhin darauf schliessen, wie gleichmässig die Vertheilung des Kohlenstoffes in der Substanz und wie vorherrschend seine Masse in derselben ist. Genaue Wägungen haben denn auch ergeben, dass der Kohlenstoff etwa die Hälfte des Trockengewichtes (der wasserfreien Substanz) einer Pflanze ausmacht. — So sind auch die ungeheuren Steinkohlenmassen tieferer Erdschichten die verkohlten Ueberreste vorweltlicher Pflanzen; Braunkohle und Torf zeigen ihre Abkunft noch durch sehr deutliche Structuren an.

Woher kommt nun der Kohlenstoff in die Pflanze? Die „Humustheorie", welche lange Zeit die Botanik und Landwirthschaft beherrschte, nahm an, dass der kohlenstoffreiche Humus des Bodens die Kohlenstoffquelle für die Pflanze sei, dass der Kohlenstoff also ganz wie die übrigen Nährstoffe durch die Wurzeln aufgenommen werde. Pflanzen, welche in humusfreiem Sande oder gar in der Wassercultur kräftig wachsen und dabei ihre Trockensubstanz und demgemäss ihren Kohlenstoff mehren, beweisen jedoch klar, dass diese Humustheorie falsch war, dass der Kohlenstoff anderswoher kommen muss. Stammt ja doch der Kohlenstoff des Humus umgekehrt erst aus verwesenden Pflanzenresten. Die Entdeckung, dass der Kohlenstoff der Pflanze der Kohlensäure der Luft entnommen und durch die grünen Blätter gewonnen wird, knüpft sich vornehmlich an die Namen des Holländers Ingenhouss und der Genfer Gelehrten Senebier und Theod. de Saussure; sie fällt in das Ende des vergangenen und den Anfang unseres Jahrhunderts. Diese Entdeckung ist eine der bedeutsamsten naturwissenschaftlichen Leistungen, denn es war gewiss nicht leicht, den unsichtbaren Gasaustausch in der Luft als den wichtigsten Ernährungsvorgang der Pflanze aufzufinden, und es gehörte der Muth einer festen Ueberzeugung dazu, die Tausende von Centnern

Kohlenstoff, welche ein Walddistrict in sich anhäuft, aus dem äusserst geringen Kohlensäuregehalt der Atmosphäre herzuleiten.

10,000 Liter Luft enthalten ja nur 4—5 Liter Kohlensäure, die 8—10 Gramm wiegen; davon sind aber $^8/_{11}$ des Gewichts Sauerstoff und nur $^3/_{11}$ Kohlenstoff. In den 10,000 Litern Luft sind demnach nur etwa 2 Gramm Kohlenstoff enthalten. Nehmen wir dagegen aus einem Waldbestande nur einen Baum von 100 Centnern Trockengewicht, so sind darin angesammelt etwa 50 Centner oder 2500 Kilo = 2,500,000 Gramm Kohlenstoff. Um diesen zu erlangen, muss der Baum also 1,250,000 × 10,000 Liter = etwa 12 Millionen Cubikmeter Luft von ihrer Kohlensäure befreit haben. Bei der Berücksichtigung solcher Zahlen findet man es begreiflich, dass die Entdeckung Ingenhouss' ungläubig aufgenommen, später ganz zurückgewiesen und vergessen wurde. Erst Liebig brachte sie in Deutschland wieder zur Geltung, und heute steht sie über allen Zweifel erhaben da. Auch die angeführten Zahlen haben nichts Ungeheuerliches mehr, wenn man andererseits bedenkt, dass trotz des geringen Procentgehaltes der Atmosphäre an Kohlensäure sich der thatsächlich vorhandene Vorrath von diesem Gase auf etwa 3000 Billionen Kilo berechnet, in welchen 800 Billionen Kilo Kohlenstoff enthalten sind. Dieser Vorrath würde aber auf lange Zeit für die Vegetation der Erde hinreichen, auch wenn der Luft nicht ständig neue Kohlensäuremengen durch die Athmung und Verwesung von Organismen, durch Verbrennung von Holz und Kohle und durch vulkanische Thätigkeit zugeführt würden. Ein erwachsener Mensch athmet täglich etwa 900 gr Kohlensäure (245 gr C) aus; die ganze Menschheit, zu 1400 Millionen gerechnet, also allein schon etwa 1200 Millionen Kilo CO_2 (340 Mill. Kilo C). Die aus sämmtlichen Schornsteinen der Erde entweichende Kohlensäure liefert enorme Werthe, da schon allein die Krupp'schen Werke in Essen nach den Angaben von Hansen täglich etwa 2,400,000 Kilo Kohlenstoff als Kohlensäure in die Atmosphäre schicken. Den Pflanzen steht aber der ganze Vorrath der Atmosphäre zur Verfügung, da sich die Kohlensäure durch Diffusion immer wieder gleichmässig ausbreitet.

Nicht alle Pflanzen und nicht alle Theile einer Pflanze sind aber im Stande, der Kohlensäure den Kohlenstoff zu entreissen. Nur die durch Chlorophyll grün gefärbten Organe sind zu dieser Thätigkeit befähigt, denn die Chlorophyllkörper selbst sind die Laboratorien, in denen sich dieser für die gesammte Lebewelt wichtigste chemische Process ausschliesslich abspielt. Aus diesen Laboratorien stammt der gesammte Kohlenstoff, welcher die organische Substanz aller Lebewesen, aller Pflanzen wie aller Thiere, zusammensetzt. Kein Thier ist im Stande das wichtigste Element seiner Körpersubstanz aus anorganischer Quelle zu gewinnen, es kann dasselbe nur in organischer Substanz aufnehmen, die in letzter Linie in Pflanzen erzeugt worden ist. Aber auch alle chlorophyllfreien Pflanzen, wie Pilze und vereinzelte höhere Schmarotzergewächse, sind bei ihrer Ernährung auf die fertige organische Substanz angewiesen, die in Chlorophyllkörpern ihren Ausgang nahm.

In den letzten Jahren ist freilich wiederholt festgestellt worden, dass gewisse nitrificirende Bacterien in Berührung mit Karbonaten, Kohlensäure und Ammoniak geringe Mengen organischer Substanz zu bilden vermögen. Die Bildungsweise der organischen Kohlenstoffverbindung ist hier jedenfalls von der in grünen Pflanzen gänzlich verschieden, da jene Bacterien kein Chlorophyll enthalten und ihre Ernährungsthätigkeit vom Licht ganz unabhängig ist.

Die chlorophyllfreien Theile (Wurzeln etc.) grüner Pflanzen sind in ihrer Ernährung von den grünen Blättern abhängig, wie in den grünen Zellen selbst das farblose Protoplasma von der Thätigkeit der Chlorophyllkörner. Bei rothblätterigen Abarten grüner Pflanzen, wie der Blutbuche und dem

Rothkohl, ist das Chlorophyll wie in den grünen Stammformen entwickelt und nur unserem Auge durch einen rothen Farbstoff in der Epidermis verdeckt; bei den roth oder braun aussehenden Algen ist dagegen das Chlorophyllgrün durch Farbstoffe verdeckt, die in den Chromatophoren selbst, neben dem Chlorophyll, enthalten sind.

Die Gewinnung des Kohlenstoffs aus der Kohlensäure und seine Ueberführung in organische Substanz hat man als die Assimilation der Pflanzen bezeichnet. Im weiteren Sinne, und besonders für das Thierreich, wird zwar das Wort Assimilation von allen Ernährungsprocessen gebraucht, bei denen eine Umbildung der gebotenen Nährstoffe in die Körpersubstanz der Organismen stattfindet. Es hat sich aber in der Botanik geschichtlich herausgebildet, dass unter Assimilation speciell die Kohlenstoffassimilation der Chlorophyllkörper gemeint ist. Durch diese vollzieht sich jedenfalls der wichtigste Schritt aller weiteren sogen. „Assimilationsvorgänge", die sich auf dieser ersten Grundlage nur nachträglich fortzusetzen vermögen.

Höchst bemerkenswerth ist es aber, dass die Chlorophyllkörper nur mit Hülfe von Lichtschwingungen aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz bereiten können. Im Dunkeln assimilirt der Chlorophyllapparat nicht, auch wenn sonst alle Bedingungen für eine rege Assimilation vorhanden sind, wozu auch natürlich, wie zu aller Lebensthätigkeit, ein bestimmtes Maass von Wärme gehört.

Die Lichtschwingungen des Aethers liefern erst die Energie zur Kohlenstoffumsetzung, wie die Wärmeschwingungen die Energie zum Betrieb einer Dampfmaschine abgeben. Bei der Assimilation des Kohlenstoffs ist nämlich eine ansehnliche chemische Arbeit zu leisten und von den dadurch geschaffenen Spannkräften werden vornehmlich die Lebensvorgänge der Organismen unterhalten. Auch die durch unsere Dampfmaschinen erzeugten und zu den mannigfaltigsten Arbeitsleistungen verwandten Kräfte sind auf die Assimilationsarbeit jener Pflanzen zurückzuführen, deren verkohlte Reste unter dem Maschinenkessel verbrennen. Denn beim Verbrennen der reducirten Kohlenstoffverbindungen zu Kohlensäure wird nur jene Arbeitsleistung wieder frei, welche umgekehrt nöthig war, die Kohlensäure in jene Brennstoffe überzuführen.

Zum Betrieb der Assimilationsthätigkeit sind aber durchaus nicht alle Aetherschwingungen, die sich unserem Auge als Licht bemerkbar machen, gleich befähigt. Wie die Strahlen von verschiedener Wellenlänge, welche das uns weiss erscheinende Mischlicht zusammensetzen, sowohl auf unser Auge als auch auf die photographischen Zersetzungen verschieden einwirken, so beeinflussen sie auch die Assimilation in ganz verschiedenem Maasse. Man könnte vermuthen, dass die sogen. chemisch wirksamen Strahlen, also die blauen und violetten, welche vornehmlich die Zersetzung der Silbersalze und anderer chemischer Verbindungen bewirken, auch bei den Umsetzungen im Chlorophyllkorn die wirksamen seien. Merkwürdiger Weise hat sich aber gerade das Gegentheil herausgestellt. Die stark brechbaren chemischen Strahlen sind bei der Assimilation nicht oder doch nur sehr schwach betheiligt; die rothen, orangen und gelben Strahlen, also die des sogenannten leuchtenden Theils im Spectrum, sind für die Assimilation am wirksamsten.

Bei den blaugrünen Süsswasseralgen sowie den braunen und rothen Meeresalgen, welche in den Chromatophoren neben ihren besonderen Farbstoffen, wie erwähnt, noch echtes Chlorophyll enthalten, liegt die maximale Assimilation nach Engelmann's Angaben in anderen Theilen des Spectrums als bei den rein grünen Pflanzen und zwar verschoben nach dem Theil des Spectrums, welcher der vorherrschenden Farbe complementär ist. Den Pflanzen in der freien Natur stehen

im Allgemeinen alle Strahlen des gemischten weissen Lichtes zu Gebot: nur die in grösseren Meerestiefen (bis höchstens 200 m unter der Oberfläche) lebenden Pflanzen wachsen in vorwaltend blauem Lichte, während die tieferliegenden Gewebe der Landpflanzen in röthlichem Lichte leben, da dieses am tiefsten in die parenchymatischen Gewebe eindringt.

Um die Assimilation in verschiedenen Lichtarten zu untersuchen, bedient man sich entweder der einzelnen Farben des Sonnenspectrums, oder man vergleicht die Assimilation der Pflanzen hinter farbigen Gläsern oder farbigen Lösungen. Hierzu eignen sich besonders doppelwandige Glasglocken, deren Aussenraum mit Kalibichromat oder Kupferoxydammoniak gefüllt werden kann. Hinter der ersten Lösung, welche Roth, Orange und Gelb durchlässt, assimiliren die Pflanzen fast ebenso stark (ca. 90%) wie in weissem Licht (100%); hinter der zweiten Lösung, welche vornehmlich die photochemischen Strahlen passiren lässt, ist die Assimilation äusserst schwach (5—7%).

Ueber die Vorgänge, die sich bei der Assimilation in den grünen Zellen abspielen, weiss man noch äusserst wenig. Man weiss zwar, dass nur die grünen Chlorophyllkörper dazu befähigt sind, ist aber über die Rolle, die dem grünen Farbstoff dabei zufällt, noch durchaus im Unklaren. Der Farbstoff, den man seiner plasmatischen Grundsubstanz durch verschiedene Lösungsmittel entziehen kann und der nur einen geringen Bestandtheil des Chlorophyllkorns ausmacht, giebt in seinen Reactionen keinerlei Anhaltspunkte für seine Bedeutung. Auch seine Lichtabsorption steht in keiner direct erkennbaren Beziehung zu den Assimilationsbedingungen, da auch die assimilatorisch unwirksamen blauen und violetten Strahlen, und zwar besonders stark, von ihm absorbirt werden (vgl. p. 49). Man hat auch noch nicht erkannt, in welcher Weise die Mineralbestandtheile des Transpirationsstroms in den Process eingreifen. Andererseits ist aber auch die plasmatische Grundsubstanz der Chlorophyllkörper nicht im Stande zu assimiliren, wenn sie den Farbstoff nicht enthält, d. h. wenn sie verhindert wird, zu ergrünen. Die Bildung des grünen Farbstoffs in den Chlorophyllkörpern, die von der Gegenwart des Eisens, von der Wärme und, mit wenigen Ausnahmen (Farne, Coniferen), auch von der Einwirkung des Lichtes abhängig ist, kann nämlich durch die Entziehung dieser Bedingungen verhindert werden. Dann bleiben die Chromatophoren gelb (in Blättern) oder weiss (in Stengeln) und assimiliren nicht.

Von den Umsetzungsproducten der Assimilation sind bislang nur bekannt das vorläufige Endproduct und ein Nebenproduct. Sachs machte die Entdeckung, dass die organische Verbindung, welche als erstes nachweisbares Endproduct erscheint, bei höheren Pflanzen ein Kohlehydrat ist, das entweder gelöst bleiben oder aber in der Form von Stärkekörnern am Orte seiner Entstehung mikroskopisch sichtbar werden kann. Bei niederen Pflanzen (z. B. Algen) ist das erste sichtbare Product oft nicht Stärke, sondern fettes Oel.

Nach begonnener Assimilationsthätigkeit treten oft schon nach kurzer Zeit, in einzelnen Fällen schon nach fünf Minuten im Sonnenlicht, entweder im Mittelpunkt oder am Rande der Chloroplasten winzige Stärkekörnchen auf, die sich weiterhin stetig vergrössern und die Substanz der Chloroplasten oft an Masse weit überholen. Hört die Assimilationsthätigkeit auf, was regelmässig des Nachts geschieht, dann werden diese Stärkekörner aufgelöst und wandern als gelöste Kohlehydrate (Glykosen etc.) aus ihren Zellen aus. Bei manchen Pflanzen (vielen Monocotylen) kommt es in den Chloroplasten überhaupt nicht zur Bildung von Stärke und das Assimilationsproduct tritt gelöst in den Zellsaft über. Ausnahmsweise, wie bei Ueberfüllung mit Glykosen, Zucker u. dergl., kann aber auch hier Stärke gebildet werden; so führen die Spaltöffnungsschliesszellen auch jener Monocotylen Stärke. Diese erscheint demnach als das in fester Form abgeschiedene Lagerproduct der

Assimilation. So geht z. B. bei Tropaeolum die Entstehung von Rohrzucker der Stärkebildung in den Chloroplasten voraus.

Auch ohne Mikroskop lässt sich die Entstehung der Stärke als eine Folge der Assimilation nachweisen mit Hülfe der Jodreaction: Belässt man ein Blatt so lange im Finstern, bis seine Stärke völlig gelöst und ausgewandert ist, und bringt man es nach Entfärbung in heissem Alkohol dann in Jodlösung, so nimmt es darin eine gelblichbraune Färbung an. Unterwirft man dagegen ein Blatt, nachdem es im Lichte kräftig assimilirt hat, derselben Behandlung, so färbt es sich, dank der in seinen Zellen jetzt reichlich enthaltenen Stärke, tief blauviolett bis blauschwarz. (Sachs' Jodprobe.) Figur 182 zeigt das Ergebniss der Jodprobe an einem Blatte, um welches ein Streifen von dunklem Papier oder Stanniol fest angelegt war. Die durch den Stanniol-Streifen verdunkelten Zellen haben keine Stärke gebildet, die belichteten Partien sind dagegen mit Stärke dicht gefüllt und durch Jod dunkel gefärbt. — Wird ein grünes Blatt in kohlensäurefreier Luft dem vollen Lichte ausgesetzt, dann lässt sich ebensowenig Stärke darin nachweisen wie in einem verdunkelten Blatte.

Fig. 182. Ein der Jodprobe unterworfenes Blatt. Während der Assimilation im Licht war dasselbe durch einen querüber gelegten Streifen Stanniol theilweise verdunkelt geblieben. Im so verdunkelten Theil des Blattes wurde keine Stärke gebildet, er bleibt bei der Jodprobe weiss. 3/4 nat. Grösse.

Empfindliche Blätter, wie die mancher Leguminosen, leiden merkwürdigerweise unter diesen Umständen oft mehr, als wenn ihnen die Möglichkeit der Assimilation durch Dunkelheit entzogen ist.

Das beim Assimilationsprocess frei werdende Nebenproduct ist reiner Sauerstoff. Sein Volumen ist ebenso gross wie das der zersetzten Kohlensäure. Wenn Pflanzentheile in einem abgemessenen Raume kohlensäurereicher Luft assimiliren, bleibt das Volumen daher unverändert. Daraus geht aber hervor, dass gerade so viel Sauerstoff frei wird als in der verarbeiteten Kohlensäure gebunden war:

$$6\,CO_2 + 5\,H_2O = \underset{\text{Stärke}}{C_6H_{10}O_5} + 6\,O_2$$

Wie man aus dieser chemischen End-Gleichung ersieht, werden bei der Assimilation auch die Elemente des Wassers verbraucht. (Die wahre Formel der Stärke entspricht wohl einem Vielfachen der angegebenen Verhältnisszahlen, also n ($C_6H_{10}O_5$), so dass die ganze Gleichung mit n zu multipliciren wäre.)

Die Sauerstoffausscheidung grüner Pflanzen, die in der Luft natürlich nicht direct wahrnehmbar ist, macht sich bei Wasserpflanzen aber sehr auffallend bemerkbar und so kam es, dass man dieses Nebenproduct der Assimilation lange vor dem Endproducte kennen lernte. Durch die Ausscheidung von Sauerstoffblasen wurde Ingenhouss überhaupt erst auf die Ernährungsthätigkeit der Blätter aufmerksam gemacht. Um erstere zu sehen, genügt es, eine untergetauchte Wasserpflanze zu verletzen und von der Sonne bescheinen zu lassen. Aus der Wunde, welche die grossen Intercellulargänge öffnete, steigt dann eine Reihe kleiner Luftbläschen auf, die man auffangen und sammeln kann (Fig. 183). Die Prüfung des so gewonnenen Gases ergiebt, dass es aus Sauerstoff besteht, dem bei so einfacher Versuchsanstellung aber Spuren von Stickstoff und Kohlensäure aus dem Wasser durch Diffusion beigemengt sind. Da das Wasser viel weniger Sauerstoff löst als Kohlensäure (bei 14° C. lösen 100 Vol. Wasser nur 3 Vol. Sauerstoff, dagegen 100 Vol. Kohlensäure), so tritt nur der abgeschiedene Sauerstoff in

freien Bläs'chen auf, während die von der Pflanze aufgenommene Kohlensäure im Wasser unsichtbar gelöst bleibt und der Pflanze durch Diffusion aus allen Theilen des Wassers zuströmt.

Eine künstliche Bereicherung des Wassers durch Einleiten von Kohlensäure vermehrt bis zu einem gewissen Grade die Sauerstoffausscheidung, also die Assimilation. Auch eine künstliche Steigerung des Kohlensäuregehalts der Luft hat die vermehrte Assimilation bei Landpflanzen zur Folge; bei einem Kohlensäuregehalt von etwa 8 % erreicht dieselbe im Sonnenschein ihr Maximum, bei noch höherem Gehalt sinkt sie wieder. Es steht der 200fachen CO_2-Bereicherung (von 0,04 % der Atmosphäre auf 8 %) aber nur eine 4—5fach erhöhte Stärkebildung gegenüber.

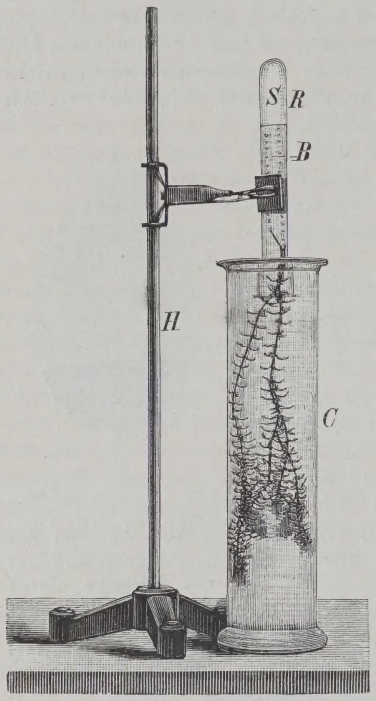

Fig. 183. Ausscheidung von Sauerstoff durch assimilirende Pflanzentheile. In dem Glascylinder *C* befindet sich in Wasser eine frisch abgeschnittene Wasserpflanze (Elodea canadensis). Die Schnittflächen sind in ein ebenfalls mit Wasser gefülltes Probirröhrchen *R* eingeführt. Die ausgeschiedenen Sauerstoffbläs'chen *B* steigen in demselben auf und sammeln sich oben bei *S*.

Kohlenoxydgas (CO) kann von grünen Pflanzen überhaupt nicht verarbeitet werden; es kann also die Kohlensäure nicht ersetzen und ist für die Pflanze giftig.

Unter gleichen äusseren Bedingungen ist die Assimilation verschiedener Pflanzen aus inneren Ursachen verschieden; in gleicher Zeit bildet die eine mehr, die andere weniger Kohlehydrat mit der gleichen Blattfläche. In diesem Sinne spricht man von einer specifischen Assimilations-Energie, welche zum Theil wohl durch die verschiedene Zahl und Grösse der Chloroplasten sowie durch die verschiedene Durchlüftung der Blätter bedingt ist, jedenfalls aber auch in deren kräftigeren oder schwächeren Thätigkeit selbst ihren Grund hat.

Als Beispiel für eine mittlere Leistung seien die Blätter der Sonnenrose und des Kürbis angeführt, die unter günstigen Assimilationsbedingungen während eines Sommertages von 15 Stunden etwa 25 gr Stärke pro Quadratmeter bilden. (Der Kohlenstoff zu dieser Stärkemenge war in 50 Cubikmetern Luft vorräthig. Ein mässig grosses Zimmer von 120 Cubikmetern würde demnach die Kohlensäure für 60 gr Stärke enthalten.) Aus diesen Zahlen lässt sich auf die enorme Assimilationsarbeit schliessen, welche in dem jährlichen Mehlverbrauch einer grossen Stadt oder gar eines Landes zum Ausdruck gelangt. Allein in Roggen, Weizen und Gerste betrug die deutsche Ernte an Assimilaten im Jahr 1884 über 10,000 Millionen Kilo!

Die Verwerthung der Assimilate in der Pflanze.

Die Bildung der Eiweisskörper. Die Chlorophyllkörper liefern der Pflanze als organische Nahrung ein Kohlehydrat. Wenn nun auch ein grosser Theil der organischen Pflanzensubstanz nur aus Kohlehydraten sich zusammensetzt — wie z. B. das Zellhautgerüst —, so besteht doch der

lebendige und darum wichtigste Bestandtheil des Pflanzenkörpers, das Protoplasma, aus eiweissartiger Substanz. Die Eiweisskörper haben aber eine ganz andere Zusammensetzung als die Kohlehydrate, sie enthalten neben C, O und H noch Stickstoff, Schwefel und häufig Phosphor, davon den Stickstoff in erheblicher Menge (etwa 15 %). In der Pflanze muss also auch eine Neubildung von Eiweissstoffen aus Kohlehydraten stattfinden. Man hat gewisse Anzeichen dafür, dass die Bildung von Eiweisskörpern aus Kohlehydraten zum Theil schon in den grünen Zellen der Blätter erfolgt, aber auch in nichtgrünen Zellgeweben von gewissen Pilzen z. B. muss diese Neubildung vor sich gehen.

Ueber den Verlauf der Synthese der Eiweisskörper in der Pflanze weiss man ebenso wenig wie über die der Kohlehydrate aus Kohlensäure und Wasser. Dass dieselbe aber aus Kohlehydraten und den genannten Mineralstoffen erfolgt, schliesst man aus der beobachteten Zufuhr und dem Verbrauch dieser Stoffe an den Plasmabildungsstätten. Die dabei zur Verwendung kommenden Kohlehydrate scheinen vornehmlich die Glykosen (Traubenzucker, Dextrose $C_6H_{12}O_6 + H_2O$, Fruchtzucker, Lävulose $C_6H_{12}O_6$) und die Maltose ($C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$) zu sein, denn, mag das vorgebildete Kohlehydrat Stärke, Inulin, Rohrzucker, Reservecellulose oder Glykogen gewesen sein, immer werden daraus vor der Verarbeitung zu Eiweiss zunächst Glykosen oder Maltose gebildet.

Die mineralischen Nitrate, Sulfate und Phosphate greifen vornehmlich als Kali- und Magnesiasalze in den Process ein. Den Nitraten und Sulfaten werden dabei N und S unter Zerstörung des Säureradicals entrissen, während aus den Phosphaten die Säuregruppe als solche Verwendung findet bei der Bildung der Nucleïne im Zellkern. Kalksalze scheinen keine unmittelbare Rolle bei diesen Vorgängen zu spielen oder doch entbehrlich zu sein. Ihre Bedeutung, ja Nothwendigkeit für den Stoffwechsel der meisten Pflanzen liegt in ihrer Function als Transportmittel der Mineralsäuren und in der Neutralisirung bezw. Fällung schädlicher Nebenproducte bei der Eiweissbildung. Als das häufigste Nebenproduct dabei tritt nämlich die Oxalsäure ($C_2H_2O_4$) auf, welche sowohl als freie Säure wie auch als lösliches Kalisalz auf die meisten Pflanzen giftig wirkt. Das z. B. aus Kalinitrat zunächst entstehende oxalsaure Kali setzt sich aber mit vorhandenen Kalksalzen um und es entsteht oxalsaurer Kalk, welcher nur in sehr geringen Mengen löslich ist und bei steigender Production auskrystallisirt und unschädlich wird. Ueberall da, wo in der Pflanze Bildungsstätten von Eiweiss und Nucleïn sind, da sind auch die Orte für die Oxalsäurebildung, deren Kalksalz man gewöhnlich ganz in der Nähe in Form von Drusen, Raphiden oder von winzigsten Kryställchen (Krystallsand) oft massenhaft abgelagert findet.

Die Bildung der Oxalsäure bezw. ihres Kalisalzes könnte man sich nach der folgenden Gleichung (die auf theoretischer Annahme fusst) vorstellen:

$$C_6H_{12}O_6 + 2NO_3K = C_4H_8N_2O_3 + K_2C_2O_4 + H_2O + 3O$$

Glykose Kalinitrat Asparagin Kalioxalat Wasser Sauerstoff.

Von Glykosen und Kalinitrat ausgehend, erhalten wir also neben oxalsaurem Kali, Wasser und Sauerstoff (der wohl meist gleich bei der Athmung verbraucht wird, der als frei werdender Sauerstoff aber auch in manchen Fällen nachgewiesen oder berechnet wurde) einen Amidokörper, das Asparagin, $C_2H_3(NH_2)(CONH_2)(COOH)$. Das Asparagin ist nun ein Körper, der wie die Oxalsäure im Pflanzenreich thatsächlich eine grosse Verbreitung besitzt. Besonders stark angehäuft findet man diesen zuerst im Spargel (Asparagus) aufgefundenen Stoff in etiolirten (p. 202, 203) Papilionaceen-Keimlingen (1 Liter Saft von Bohnen-Keimlingen enthält etwa 12 bis 15 gr), immer aber unter Umständen, welche auf die Möglichkeit hinweisen, dass das Asparagin bei der Synthese von Eiweisskörpern mitwirkt. Wahrschein-

lich geht seine Bildung derjenigen der eigentlichen Proteïnsubstanzen voraus. Das Asparagin besitzt eine für seine Aufgabe sehr wichtige Eigenschaft: Es ist löslich in Wasser und wässerigen Säften und dadurch befähigt die Zellmembran leicht zu durchdringen, was die colloidalen Eiweissstoffe nicht in solchem Maasse vermögen.

Die Wanderung der Assimilate.

Wo Proteïnstoffe von Zelle zu Zelle transportirt werden sollen, wie z. B. aus proteïnreichen Samen in den Keimling, da sieht man dieselben unter Bildung löslicher Amide zerfallen, diese letzteren nach den Verbrauchsorten wandern und dort mit Kohlehydraten und Mineralsäuren zu erneuter Bildung von Eiweiss zusammentreten.

Ausser und neben dem Asparagin sind in Pflanzen noch andere, aber weniger verbreitete Amide aufgefunden worden, so das Leucin, das Tyrosin (welches ähnlich dem Asparagin beim Einlegen der Pflanzen in Alkohol in seidenglänzenden Sphäriten ausfällt), das Glutamin (im Kürbis), Betaïn (in der Rübe), selbst Allantoïn u. a. m.

Neben dem Transport stickstoffhaltigen Bildungsmaterials in Form von Amiden durch allseitig geschlossene Parenchymzellen scheint der Ferntransport fertiger Eiweisskörper in den offenen Siebröhren des Bastes vor sich zu gehen. Hier in den Siebröhren, deren im Leben dünnflüssiger Eiweissschleim auch winzige Stärkekörnchen und Oeltröpfchen führt, scheint sich besonders der Abfluss der organischen Bildungsstoffe aus den Blättern in die Wurzeln zu vollziehen. Schon lange kennt man die Erscheinung, dass sich bei Holzgewächsen die Rinde oberhalb eines bis auf's Holz gehenden und die Verbindung mit der Wurzel unterbrechenden Ringelschnitts stark verdickt, und schon lange hat man daraus auf einen in der Rinde den Wurzeln zufliessenden Strom von Nahrungssäften geschlossen.

Die Zufuhr der Kohlehydrate zu den Verbrauchsorten kann überall da, wo geschlossene Zellen zu passiren sind, nur in gelöster Form erfolgen. Wo dieselben also nicht schon am Ausgangspunkt als Glykosen, Maltose, Zucker oder Inulin gelöst vorkommen, müssen sie erst in lösliche Substanzen übergeführt werden. Das gilt vor Allem von der Stärke und von der Reservecellulose. Sie werden in Glykose bezw. Maltose umgewandelt und zwar die Stärke unter dem Einfluss der Diastase. Die Diastase gehört zu jenen eigenartig wirkenden Körpern, die man als Fermente oder Enzyme bezeichnet und deren auffallendste Eigenschaft es ist, gewisse organische Verbindungen zu zerlegen oder umzuwandeln, ohne bei diesem Wirken selbst dauernd verändert oder verbraucht zu werden. Dadurch sind sie im Stande, fast unbegrenzte Mengen gewisser Substanzen zu verändern. Die bekanntesten dieser Stoffe sind die Diastase, welche Stärke in Maltose umwandelt, das Invertin, Emulsin, Myrosin, sodann peptonisirende (eiweisslösende) Fermente bei Insectivoren und in Milchsäften.

Fermente sind stickstoffhaltige eiweissartige Körper, welche in manchen ihrer Eigenschaften an die chemische Wirkungsweise lebendigen Plasmas erinnern und welche deshalb schon als „Plasmareste“ oder „Protoplasmasplitter“ bezeichnet wurden. Andererseits verhalten sie sich aber insofern ganz abweichend vom Plasma, als sie auch ausserhalb des Organismus wirksam sind und wie gewöhnliche chemische Substanzen gelöst, gefällt werden können u. s. w., ohne an Wirksamkeit zu verlieren. Die Diastase z. B. kann aus keimender Gerste mit Wasser oder Glycerin aufgenommen, durch Alkohol gefällt, zu Pulver getrocknet, in Wasser wieder gelöst werden und ist dann immer noch im Stande, grosse Mengen von Stärkekleister in Zucker zu verwandeln.

Der Diastase ähnliche, ebenfalls Stärke lösende Stoffe finden sich im Pflanzenreich weit verbreitet und werden zusammen als diastatische Fermente bezeichnet. Sie treten besonders reichlich in keimenden stärkereichen Samen, Knollen und Zwiebeln, in Blättern und jungen Trieben auf, sind aber merkwürdiger Weise auch an Orten und zu Zeiten nachgewiesen, wo ihnen gar keine Gelegenheit zur Stärkeauflösung geboten ist. Die diastatische Umwandlung und Lösung der Stärkekörner erfolgt oft auf recht eigenthümliche Weise. Die Stärke, zumal der Reservebehälter, wird dabei meist nicht etwa wie ein homogener Krystall gleichmässig von der Oberfläche her aufgelöst, sondern es bilden sich enge Kanäle, welche in das Korn eindringen und es derart zerklüften, dass es schliesslich in kleinen Bruchstückchen aus einander fällt. Fig. 184 stellt derartige durch Diastase in Auflösung begriffene „corrodirte" Stärkekörner der Gerste dar.

Die Auflösung der tagsüber in den Chlorophyllkörpern gebildeten Stärkekörner findet in der Regel des Nachts vollständig statt, da die Wirkung der diastatischen Fermente dann nicht durch Neubildung der Stärke überboten wird. Die in den Blättern entstehende Glykose wandert aus den Mesophyllzellen zunächst in die langgestreckten Zellen, welche die Gefässbündelscheiden bilden und in diesen Leitscheiden wandern die Glykosen bezw. die Maltose durch den Blattstiel in den Stengel, in welchem sie entweder zu den jungen Gipfelsprossen und Knospen emporgeführt oder zu den Wurzeln abgeleitet werden, also dahin fliessen, wo sie zur Ernährung verbraucht werden. Nicht selten findet in den Zellen unterwegs wieder eine Umwandlung der Glykosen und der Maltose in andere Kohlehydrate statt, besonders in Stärke, die sich als transitorische Stärke gewöhnlich durch die Kleinheit der Körner auszeichnet. Am Verbrauchsorte werden aber immer wieder die, zur Ernährung, wie es scheint, allein unmittelbar tauglichen Glykosen gebildet.

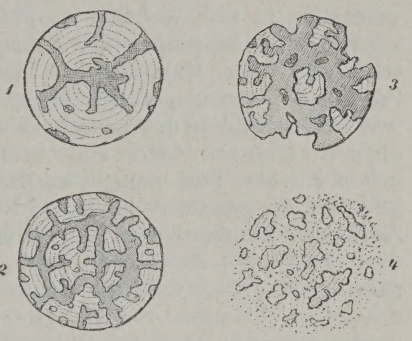

Fig. 184. Corrodirte Stärkekörner aus keimender Gerste. *1*, *2*, *3*, *4* auf einander folgende Stadien der Auflösung, die sich neben einander vorfinden.

Die Speicherung der Assimilate.

Nicht alle Assimilate werden von der Pflanze sofort wieder verbraucht. Dessen ungeachtet arbeitet der Assimilationsprocess ungeschwächt fort und die über den augenblicklichen Bedarf gebildeten Mengen werden als Nahrungsvorrath, als sogen. Reservestoffe in der Pflanze für spätere Wachsthumsvorgänge oder für die erste Ernährung der Nachkommen abgelagert. Grosse Reservestoffmengen häuft eine amerikanische Agave während langer Vegetationsjahre in sich an, um dann mit einem Male den mächtigen Blüthenschaft mit Hunderten von Blüthen und Früchten daraus zu schaffen. In unseren Kräutern, Sträuchern und Bäumen wird alljährlich am Ende einer Vegetationsperiode, wenn das Wachsthum keinen Verbrauch mehr bedingt und die assimilirenden Flächen ihre grösste Ausdehnung und Leistungsfähigkeit erlangt haben, der Ueberschuss an Assimilaten am stärksten. Gerade dann werden aber auch neue Anziehungscentren für dieselben geschaffen, indem in besonderen Reservestoffbehältern grosse Quantitäten

von Nährvorräthen für die künftigen Jahrestriebe oder für die Nachkommenschaft aufgespeichert werden, da sich die jugendlichen Theile vor der Entwickelung und Entfaltung eigener Assimilationsflächen nicht selbständig ernähren können. In die Zellen des Embryo, oder in das ihn umgebende Gewebe der Samen, in unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln und Wurzeln, oder in die Rinde, die Markstrahlen, das Holzparenchym (bezw. die Ersatzfasern) und das Mark ausdauernder Stämme wandern dann die Assimilate ein, um in verschiedener Form dort aufgespeichert zu werden. In diesen Reservestoffbehältern gehen Glykosen und Maltose wieder in andere Kohlehydrate über; meist wird unter Vermittlung der Stärkebildner wieder Stärkemehl gebildet, in anderen Fällen Rohrzucker, Inulin oder Reservecellulose (Frucht der Elfenbeinpalme, Phytelephas). Merkwürdiger ist die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette und Oele, wie sie besonders in reifenden und reifen Samen beobachtet wird, wie sie bei manchen Pflanzen aber auch in den vegetativen Geweben und im Fruchtfleisch (Olive) eintritt. Auch in dem Holzkörper vieler Bäume verwandelt sich die Stärke winterlich in Oel, welches im Frühjahr wieder in Stärke zurückverwandelt wird. Beim Austreiben der Knospen geht dann auch die Stärke wieder in Glykosen oder Maltose über, welche mit dem Transpirationsstrom den jungen Trieben zugeführt werden. Andere Reservestoffbehälter enthalten fast keine Kohlehydrate, dafür aber um so mehr Eiweissstoffe in Form von dichtem Plasma, oder von Aleuronkörnern, Proteïnkrystallen und neben Eiweiss Fett (Same von Ricinus). Dass bei dem Keimen der jungen Pflanzen aus ganz verschiedenem Bildungsmaterial gleiche Gewebe mit Plasma, Zellkern, Membranen u. s. f. entstehen, beweist, dass die Pflanzen alle diese Stoffe als Baustoffe fast gleich gut zu verwenden vermögen. Das rührt eben daher, dass die Pflanze Kohlehydrate, Fette und Eiweisskörper, scheinbar ohne jede Schwierigkeit, in einander überführt, was uns mit den umständlichsten chemischen Verfahren und Hülfsmitteln noch nicht gelingt.

Andere Stoffwechselproducte.

Mit den hier erwähnten Stoffen ist aber der Chemismus der Pflanzenzellen keineswegs erschöpft; die Zahl der in Pflanzen gefundenen und aus der Substanz der ersten Assimilate sich ableitenden chemischen Körper ist geradezu unübersehbar; von den meisten kennt man aber weder die Art ihrer Entstehung, noch ihre volle Bedeutung im Stoffwechsel. Nicht einmal von den im Zellsafte der Pflanzen so häufigen organischen Säuren (Aepfel-, Wein-, Citronensäure u. a. die zum Theil als Producte unvollständiger Athmung betrachtet werden) und von den so sehr verbreiteten Gerbstoffen kennt man die Bedingungen des Auftretens und Wirkens. Ganz im Unklaren ist man auch noch über die Rolle der Glykoside; es sind das stickstofffreie oder stickstoffhaltige wasserlösliche Verbindungen, welche einzeln keine grosse Verbreitung besitzen und durch Fermente oder verdünnte Säuren leicht zerlegt werden, wobei unter Wasseraufnahme neben anderen Spaltungsproducten Glykosen entstehen. In Amygdalaceen tritt das Amygdalin, in den Solaneen das giftige Solanin, in Cruciferen (Senf-Samen) die Myronsäure, in der Rinde der Rosskastanien das stark fluorescirende Aesculin, in Digitalis-Arten das giftige Digitalin auf u. s. w. In verholzten Zellwänden, besonders aber im Cambialsafte der Coniferen ist das Coniferin enthalten, welches in letzter Zeit eine technische Bedeutung erlangt hat insofern, als das Vanillin, der stark riechende Bestandtheil der Vanille, künstlich daraus gewonnen wird. Das Coniferin zerfällt nämlich durch Ferment- oder Säurewirkung in Glykose und Coniferylalkohol, durch dessen Oxydation als Aldehyd das Vanillin entsteht.

Unbekannt ist es noch, welche Rolle die Bitterstoffe, wie z. B. das Lupulin des Hopfens, das Aloïn der Aloë-Arten, das Absynthin des Wermuthes und die Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanze spielen. Da die meisten Alkaloide, das Strychnin, Brucin, Veratrin, Coniin, Muscarin, Atropin, Chinin, Morphin, Codeïn, Coffeïn (= Theïn), Theobromin, Aconitin, Nicotin, Pilocarpin, Cocaïn und viele andere für den thierischen Körper heftige Gifte sind, so gewähren diese Pflanzenbasen, ebenso wie die abstossenden Bitterstoffe, thierischen Feinden gegenüber einen gewissen Schutz. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sie im Pflanzenkörper selbst zunächst eine bedeutsame Rolle spielen könnten, wie es bei der ebenfalls giftigen Oxalsäure thatsächlich der Fall ist.

Wenn auch nur in geringen Gewichtsmengen vorhanden, so machen sich die Farbstoffe und ätherischen Oele unserem Gesichts- und Geruchssinn doch ganz besonders auffällig bemerkbar. Sie stellen augenscheinlich nur Neben- und Endproducte des Stoffwechsels dar, welchen, wenn man vom Chlorophyll absieht, in der Pflanze selbst keine bedeutsame Rolle mehr zufällt, die aber der Thierwelt gegenüber ganz besonders hervortreten und dadurch dem Gedeihen der Pflanzen, sei es durch Anlockung der Thiere (Blüthen und Früchte) oder durch Abstossung derselben, förderlich werden. Ihre Bedeutung in der äusseren Lebensführung (Biologie) ist uns daher weit bekannter als ihre Rolle in den inneren Lebensvorgängen. So wie die ätherischen Oele Ausscheidungsproducte des Pflanzenkörpers sind, welche häufig in besonderen Drüsenräumen untergebracht werden, so treten auch die Harze, die Gummiharze und Gummischleime meist in besonderen Canälen oder Drüsenhöhlen auf (vgl. p. 75, 76) und sind oft mit ätherischen Oelen gemischt. Ob ihre Bildung ein nothwendiges Glied im normalen Stoffwechsel der harzführenden Pflanzen darstellt, ist ganz unbekannt. Jedenfalls werden sie der Pflanze nützlich bei Verwundungen (p. 120), als Schutz gegen Austrocknung und gegen das Eindringen von Parasiten.

In ihrer Bedeutung für die Pflanze noch weniger erkannt sind die sogen. Federharze, Kautschuk und Guttapercha in den Milchsäften (vgl. p. 63, 71). In den Milchsäften treten ausser diesen Federharzkügelchen aber auch noch andere Harze, sodann ätherische Oele, Alkaloide (im Opium), Stärkekörner und andere Kohlehydrate, Oeltröpfchen und Eiweisskörper auf. Das Vorkommen dieser werthvollen Baustoffe in den Milchsäften wie auch besonders der gelegentliche Gehalt derselben an wirksamen Enzymen (peptonisirende Fermente sind im Milchsaft von Ficus Carica und Carica Papaya gefunden) legten die Vermuthung nahe, dass die Milchröhren und -Gefässe dem Transport von Nährstoffen dienen könnten. Man hat jedoch gefunden, dass selbst in hungernden Pflanzentheilen der Milchsaft nicht verbraucht wird, so dass sich der uns bis jetzt bekannte Nutzen dieser oft ätzend scharfen und giftigen Säfte auf äusserliche Verhältnisse beschränkt. Durch die eben genannten Eigenschaften gewähren sie der Pflanze einestheils Schutz gegen Thierfrass, und da bei Verletzungen der Milchsaftbehälter der Milchsaft von den umgebenden turgescirenden Geweben oder von der elastisch gedehnten Behälterwand selbst hervorgepresst wird, so bilden die dicken, an der Luft gerinnenden und eintrocknenden Tropfen anderntheils einen wirksamen Wundverschluss. Dem gleichen Zwecke dient bei anderen Pflanzen, besonders bei Holzgewächsen, Wund-Gummi (vgl. p. 69).

Besondere Ernährungsweisen.

Parasiten, Saprophyten, Symbionten und Insectivoren. Die Gewinnung der organischen Substanz durch die Assimilationsthätigkeit grüner Zellen ist die bei den Pflanzen weitaus häufigste Art der Ernährung, wes-

halb sie auch als die „normale“ bezeichnet worden ist. Erst auf Kosten der von grünen Pflanzen reichlich producirten organischen Substanz konnten gewisse Pflanzen zu anderer Ernährungsweise übergehen, bei welchen sie von fertig zubereiteter organischer Substanz zehren. Dieses Verhältniss besteht, wie erwähnt, schon zwischen den farblosen und den grünen Zellen, zwischen Blättern und Wurzeln aller grünen Pflanzen. Was hier aber die chlorophyllosen Zellen thun, darauf verlegen gewisse Pflanzenarten ihre ganze Lebensweise; sie verzichten auf die Ausbildung eines ausreichenden Chlorophyllapparates und haben damit die Fähigkeit eingebüsst, aus anorganischen Stoffen sich ihre Nahrung zu formen.

Ein ganzes Heer derartiger nichtgrüner Pflanzen zehrt von der organischen Körpersubstanz abgestorbener Thier- und Pflanzenreste. Ihm fällt alle bestehende und vergängliche Materie nach längerer oder kürzerer Zeit des Lebens einmal zu und es ist vorzugsweise das Verdienst der Ernährungs- und Zersetzungsthätigkeit jener chlorophyllosen Pflanzen, wenn die abgestorbenen Pflanzen- und Thierkörper bei der Jahrtausende langen Zufuhr nicht in hohen Schichten die Erdoberfläche bedecken. — Mit der Besitzergreifung solch' herrenlos gewordener Materie begnügen sich jene eigenartigen Pflanzen jedoch nicht allein, und es kommt ein geradezu gewaltthätiger Zug in die sonst so friedliche Pflanzenernährung, wenn lebende Organismen, Thiere wie Pflanzen, von ihnen angefallen, getötet und aufgezehrt werden.

Es ist vor Allem die zahllose Heerschaar der Spaltpilze (der Bacterien) und der echten Pilze, welche von fremden organischen Stoffen parasitisch (d. h. von der Körpersubstanz lebender Wesen) oder saprophytisch (d. h. von abgestorbenen Resten) sich ernähren. Aber auch aus der Reihe der höheren phanerogamen Pflanzen sind einige Arten aus verschiedenen Familien zu solcher Ernährungsweise übergegangen.

Merkwürdig sind die Wandlungen, welche die Organisation und die Functionen dieser höheren Pflanzen durch die veränderte Ernährungsweise erfahren haben, und welche uns zugleich vor Augen führen, wie sehr die Chlorophyllernährung die uns geläufige Ausgestaltung der grünen Pflanzen beeinflusst hat. Mit dem Zurücktreten oder dem Verschwinden des Chlorophylls in den Schmarotzern verschwinden die, speciell für die Assimilation eingerichteten und vorzüglich geeigneten grossen Blattflächen; die Blätter werden zu unscheinbaren Schüppchen, denn das Licht spielt keine Rolle mehr bei ihrer Ernährung. Auch eine lebhafte Transpiration zur Unterstützung der Assimilation ist nicht mehr nöthig, die Vasaltheile der Gefässbündel bleiben daher schwach entwickelt, und eine nachträgliche Holzbildung findet kaum statt. Diesem Fortfall der Assimilationseinrichtungen steht aber die Ausbildung neuer Fähigkeiten gegenüber, welche es dem Parasiten gestatten, in den Körper des befallenen Organismus einzudringen und derart in dessen Stoffwechsel und seine Bahnen einzugreifen, dass eine ausgiebige Beraubung erfolgen kann. — Handelt es sich dagegen nur um die Aufnahme organischer Substanzen aus abgestorbenen Organismen, dann können die äusseren Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme denjenigen zur Erlangung der Mineralsalze ähnlicher bleiben; es kommt dann nur auf eine innige Berührung mit den organischen Resten an.

Als Beispiel einer parasitisch lebenden Phanerogamen sei hier die zur Familie der Convolvulaceen gehörige Cuscuta europaea betrachtet, obgleich deren Chlorophyllgehalt, wenn er auch nur gering ist, noch an die normal assimilirenden Pflanzen erinnert. Die Einrichtungen der parasitischen Ernährung liegen hier aber im Gegensatz zu andern Parasiten, welche ihre Wirthspflanzen unterirdisch befallen,

so klar zu Tage und sind so auffallend, der Chlorophyllgehalt ist zudem so unwesentlich, dass Cuscuta als ein vorzüglich ausgerüsteter Parasit zu betrachten ist.

Rechts unten in Fig. 185 sind Cuscuta-Keimlinge dargestellt, wie sie sich im Frühjahr aus den Samen, in denen sie schlangenartig aufgerollt lagen, entwickeln. Wie man sieht, verzichtet schon der Keimling auf die Ernährung mittels seiner Cotyledonen, welche verkümmert sind. Auch das Keimwürzelchen entwickelt sich keineswegs zu einem unterirdischen Wurzelsystem, sondern stirbt immer sehr bald ab. Das Keimpflänzchen streckt sich sofort zu einem langen dünnen Faden aus, dessen freies Ende sich in weitem Kreise herum bewegt und eine in seinem Bereich wachsende Nährpflanze dadurch unfehlbar auffindet. Ist von dem Orte der Keimung aus keine Wirthspflanze zu erreichen, dann vermag der Keimling eine kurze Strecke weiter zu kriechen, indem er am hinteren Ende (Fig. 185 *t*) abstirbt und auf Kosten der, diesem Ende entzogenen Nährstoffe am vorderen Ende sich verlängert. Trifft das freie Fadenende bei seinem Kreisen aber schliesslich auf eine Nährpflanze, z. B. einen Weiden-Schoss oder einen Brennessel-Stengel, so umschlingt es dieselbe gleich einer Schlingpflanze und unmittelbar darauf entwickeln sich aus der, der Wirthspflanze angeschmiegten Seite zunächst papillöse Wucherungen der Epidermis, welche in die Gewebe der Wirthspflanze eindringen. Finden diese Prähaustorien dort zusagende Verhältnisse vor, dann folgt ihnen sehr rasch die Ausbildung der eigentlichen Saugorgane, der Haustorien (*H*) nach. Es sind das eigenartig entwickelte Adventivwürzelchen, die aus dem Innern des Parasiten hervorbrechend, in erhöhtem Grade die Fähigkeit besitzen mit Hülfe des beim Wachsen ausgeübten Druckes und lösender Fermente in den Körper der Wirthspflanze tief einzudringen. Sie breiten sich scheinbar ohne Schwierigkeit im fremden Gewebe aus, legen sich eng an dessen Gefässbündel an und einzelne, aus dem Körper des Haustoriums hervorsprossende freie

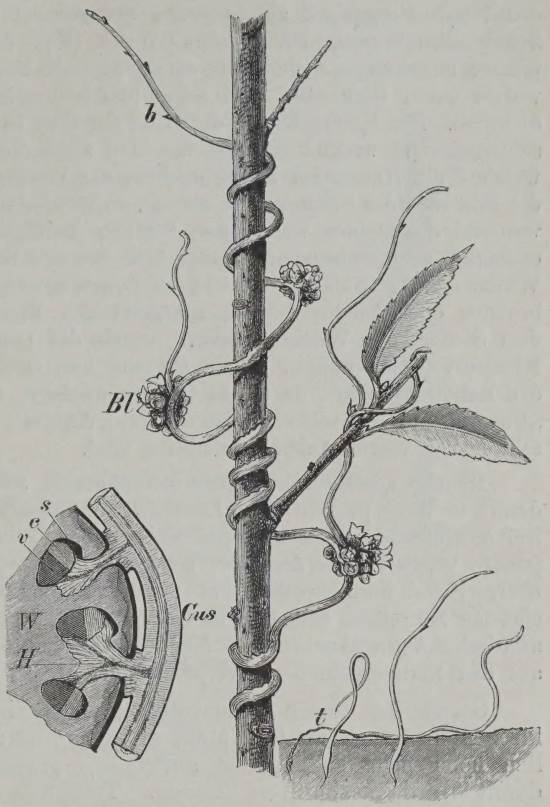

Fig. 185. In der Mitte ein Weidenzweig, umwunden von der schmarotzenden Cuscuta europaea. An den warzenförmigen Anschwellungen des Cuscuta-Stengels treten Saugwürzelchen in die Weide ein. *b* reducirte Blättchen, *Bl* Blüthenknäuel. Links: Verbindung des Schmarotzers (*Cus*) mit einer Wirthspflanze *W*. Die Saugwürzelchen (Haustorien) *H* dringen theils in das Rindenparenchym, theils legen sie sich dicht an den Vasaltheil *v* und den Cribraltheil *c* der Gefässbündel an, deren Sklerenchymkappe *s* sie zum Theil abheben. Rechts: Keimende Cuscuten; der längste Keimling auf dem Boden kriechend, indem er vorn auf Kosten des absterbenden Theils *t* weiterwächst.

Zellreihen dringen wie Pilzfäden in dem zarten Parenchym vor und entnehmen diesem weitere Nahrung. Da, wo sich das Haustorium an den Gefäss- und Siebtheil eines Gefässbündels herangedrängt hat, erfolgt ein directer Anschluss der Strombahnen des Schmarotzers an die der Wirthspflanze. In dem vorher zartwandigen Haustoriumgewebe bilden sich nämlich sowohl Elemente des Gefässtheils als des Siebtheils aus, welche sich einerseits an die Gefässtheile und Siebtheile des Wirthes organisch anschliessen, andererseits aber mit den Gefässbündeln des Schmarotzerstengels in Verbindung treten (Fig. 185 links). Wie ein der Wirthspflanze angehöriges Seitenorgan entnimmt dann der Schmarotzer sein Transpirationswasser deren Gefässtheil und seine plastischen Nährstoffe ihrem Parenchym und Siebtheil. Das Habitusbild in der Mitte der Fig. 185 zeigt eine von dem Schmarotzer schlangenartig umwickelte Weide. Man sieht die warzenartigen Erhebungen, aus welchen die Haustorien hervorbrechen, der Weidenrinde anliegen und bemerkt, dass die Blättchen des Schmarotzers als kleine unscheinbare Schüppchen entwickelt sind, während die kleinen weisslichen Blüthen haufenweise beisammen stehen. — Die ebenfalls schmarotzenden Orobanchen senden ihre Haustorien lediglich in die Wurzeln ihrer Nährpflanze und es kommen nur die hellgelblichen, hell röthlichbraunen oder amethystblauen spargelartigen Blüthensprosse aus der Erde neben dem Stengel des Wirthes hervor. Auch die Orobanchen enthalten noch geringe Mengen von Chlorophyll. Beide, Cuscuta und Orobanchen, sind gefürchtete Feinde der Landwirthschaft, da sie an Culturgewächsen, erstere als sogen. „Teufelszwirn", „Flachs- und Kleeseide", letztere als „Würger" grossen Schaden anrichten und schwer von einem Acker auszurotten sind.

Manche ausländische Schmarotzerpflanzen, so besonders die Rafflesiaceen, sind derart in ihrer parasitischen Lebensweise aufgegangen, dass sie überhaupt keine frei auftretenden Pflanzenkörper mehr bilden, sondern ganz innerhalb der Wirthspflanze wachsen, aus der dann zeitweise die fremdartigen Blüthen des Schmarotzers überraschend hervorbrechen. So ist der Vegetationskörper der Pilostyles-Arten in einzelne Zellreihen aufgelöst und durchwuchert ganz wie ein Pilz-Mycelium kleinasiatische Astragalus-Arten. Nur die Blüthen des Schmarotzers brechen seitlich aus den Blattachseln der Nährpflanze hervor.

Gegenüber diesen Schmarotzern, welche in die grösste Abhängigkeit von ihrer Nährpflanze gerathen sind, giebt es aber auch Parasiten, welche äusserlich noch sehr selbständig auftreten, grosse grüne Blätter besitzen und damit kräftig assimiliren können. Trotzdem entwickeln sich diese Pflanzen nur dann völlig normal, wenn ihr Wurzelsystem mittels scheibenförmiger Haustorien fremde Wurzeln befällt. Dieses merkwürdige Verhalten zeigen sowohl die einheimische Santalaceen-Gattung Thesium als auch die Rhinanthaceen Rhinanthus, Euphrasia und Pedicularis. Unter den Rhinanthaceen hat sich dagegen Melampyrum nebenher auf saprophytische Ernährung eingerichtet. Unsere einheimische in Holzgewächsen wurzelnde Mistel (Viscum album) besitzt noch, wie viele ihrer fremdländischen Verwandten unter den Loranthaceen, grosse Blätter und ist so reich an Chlorophyll, dass sie ihren Bedarf an Kohlehydraten wohl vollständig selbst zu decken vermag.

Ganz auf saprophytische Lebensweise sind vornehmlich einige humusbewohnende Orchideen (Neottia, Coralliorrhiza u. a.), sowie die Monotropeen angewiesen, deren einheimischer Vertreter, der Fichtenspargel (Monotropa Hypopitys), ebenso wie die genannten Orchideen, die verwesende Lauberde unserer Wälder ausnutzt. Die dicken Wurzeln oder Rhizome dieser Pflanzen bieten der Nahrungsaufnahme jedoch wenig Oberfläche dar, so dass es den Anschein gewinnt, als ob Pilz-Fäden, welche stets in den äusseren Zellen jener unterirdischen Organe knäuelartig aufgerollt sind und deren freie Enden

sich im Waldhumus ausbreiten, bei der Nahrungsversorgung dieser Saprophyten irgendwie mitwirkten.

Auch die Wurzeln grüner Pflanzen, welche humusreichen Boden bewohnen, werden häufig von Pilzfäden bewohnt, die wie bei den genannten Orchideen einestheils in den Wurzelzellen aufgerollt, anderntheils im Humus ausgebreitet sind. Zuweilen umspinnen und umhüllen verfilzte Massen von Pilzfäden die jungen Wurzelspitzen so dicht, dass ein directer Stoffaustausch zwischen Wurzelrinde und Boden ausgeschlossen erscheint. In dieser Weise werden nach Frank die Wurzelspitzen unserer waldbildenden Cupuliferen und Coniferen, wie auch der haidebildenden Ericaceen stets von einer Pilzscheide überzogen und bilden so die Mykorrhiza. Diese Pilz-Vegetation bringt den Wurzeln augenscheinlich keinen Schaden, sie scheint den befallenen Pflanzen vielmehr nützlich zu sein, wie der Ausfall von Culturversuchen ohne Mykorrhiza vermuthen lässt. Einen tieferen Einblick in das gegenseitige Verhältniss hat man hier aber noch nicht gewonnen; möglich, dass hier eine vortheilhafte Lebensgemeinschaft, wie man sie nach De Bary als Symbiose bezeichnet, vorliegt, indem die im Boden sich ausbreitenden Pilz-Hyphen die Function der Wurzelhaare bei unseren Waldbäumen ersetzen oder unterstützen, dafür aber einen Theil der Nahrung von den Bäumen erhalten.

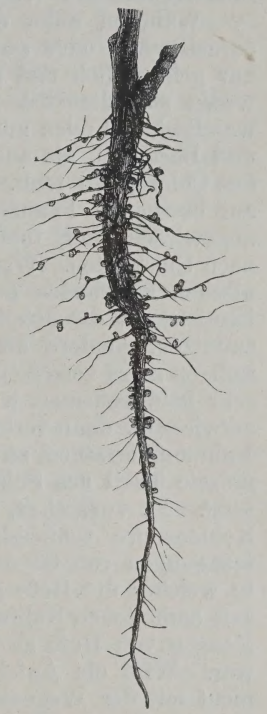

Fig. 186. Eine aus dem Boden gehobene Wurzel der Feldbohne (Vicia Faba), dicht besetzt mit Bacterienknöllchen. Verkleinert.

Merkwürdige Beziehungen zwischen Wurzel und Bacterien treten bei den Leguminosen auf. Es ist eine verbreitete und deshalb längst bekannte Erscheinung, dass allgemein die Wurzeln unserer Leguminosen, der Bohnen, Erbsen, der Lupinen, des Klees u. a. eigenartige Auswüchse, sogen. Wurzelknöllchen, tragen (Fig. 186). Erst in den letzten Jahren entdeckte man, dass diese Knöllchen von gewissen Bodenbacterien, zumal von verschiedenen Formen des Rhizobium leguminosarum (Bacillus radicicola), verursacht werden. Diese Bacterien dringen durch die Wurzelhaare in die Rinde der Wurzel ein, verursachen hier die genannten Wucherungen und füllen dieselben mit einer Bacterien-Masse an, welche zum grössten Theil aus übergrossen und abnorm gebildeten (hypertrophischen) sogen. Bacteroiden, zum kleineren Theil aus normal gebliebenen Bacterien besteht. Erstere scheinen von der Nährpflanze schliesslich zum Theil resorbirt zu werden, letztere bleiben mit den Wurzelresten im Boden für die Fortpflanzung erhalten. Auch hier handelt es sich, wie die Versuche Hellriegel's und die Untersuchungen von Nobbe, Beyerinck, Frank u. a. bewiesen haben, um eine Symbiose, bei welcher die Kohlehydrate den Bacterien von der Leguminose geliefert werden, wogegen dem Rhizobium die Fähigkeit zukommt, den freien Stickstoff in eine Form überzuführen, in der er von der Leguminose verarbeitet werden kann (vgl. p. 144). Dabei nimmt die Leguminose mehr Stickstoff auf, als die Bacteroiden selbst enthalten und schon lange vor dem endlichen Zerfall der Bacteroiden. — Die Thatsache, dass derartige knöllchenbildende Leguminosen bei der Ernte mehr Stickstoff enthalten können, als ihnen an Nitraten u. s. w. in der Erde geboten war, wurde

schon lange vermuthet und die Leguminosen wurden deshalb längst als bodenbereichernde Pflanzen bezeichnet.

Ausser durch diese Anreicherung an Stickstoff scheint das Rhizobium noch überhaupt fördernd auf das Gedeihen der befallenen Leguminose einzuwirken. Erbsen und Lupinen gedeihen auch im fruchtbarsten Boden nicht so gut, wenn durch Sterilisiren das Rhizobium darin getödtet wurde und keine Knöllchen entstehen können. Setzt man zu solchen Culturen aber unsterilisirten Boden hinzu, der das Rhizobium enthält, so entstehen die Wurzelknöllchen noch nachträglich und die Pflanzen entwickeln sich bei lebhafterem Stoffwechsel und Wachsthum mit einem Male viel kräftiger.

Während unter den höheren Pflanzen nur vereinzelte Arten ganz zur parasitischen oder saprophytischen Lebensweise übergegangen sind, andere nur gelegentlich und nebenher tote organische Substanz oder andere Lebewesen sich dienstbar machen, treten unter den niederen Pflanzen grosse Verwandtschaftskreise mit unzähligen Gattungen und Arten, nämlich die Pilze und Bacterien, als ausschliessliche Parasiten und Saprophyten auf, da ihnen das Chlorophyll fehlt. Pilze und Bacterien sind theils reine Parasiten, die oft auf bestimmte Pflanzen und Thiere, ja auf engbegrenzte Theile derselben angewiesen sind, theils reine Saprophyten; andere sind beides zugleich, je nach Umständen. Was das Verhalten vieler Bacterien und Pilze ihrem organischen Nährboden gegenüber ganz besonders merkwürdig macht, ist ihre Eigenschaft, die gebotenen Nährstoffe nicht völlig zu ihrer Ernährung auszunutzen, sondern oft den weitaus grössten Theil durch fermentative Wirkungen so zu zersetzen und zu zerstören, dass sogar ihre eigene Entwickelung sehr bald gehemmt wird. Wenn sich in einem Liter Traubensaft Hefe-Zellen entwickeln, dann verbrauchen dieselben nur sehr geringe Mengen des grossen Nährstoffvorrathes zu ihrer eigenen Substanzvermehrung; bei weitem der grösste Theil des Substrats wird durch fermentative Wirkungen völlig zersetzt. Er vergährt, indem aus der Traubenzuckerlösung unter Bildung von Kohlensäure schliesslich eine alkoholische Flüssigkeit mit geringen Beimengungen von Glycerin, Bernsteinsäure und esterartigen Körpern entsteht, in welcher die Hefe nicht mehr gedeihen kann. Die in dem Liter Traubensaft enthaltenen Nährstoffe würden aber hingereicht haben, bedeutend grössere Mengen von Hefe zu bilden, als es bei der eintretenden Gährung möglich war. Wird ein Apfel von einem Mucorpilz befallen, so begnügt sich dieser nicht mit der Wegnahme der äusserst geringen Stoffmenge, die er zu seiner Entwickelung benöthigt, sondern er macht durch seine Einwirkung den ganzen Apfel bald durch und durch faul, indem er dessen festes Gewebe unter Verfärbung in eine weiche, übelriechende Masse verwandelt. — Neben der eigenartigen Ernährungsthätigkeit wirken auch besondere Athmungsvorgänge, die man als intermoleculare (p. 187) bezeichnet, bei den Vorgängen der Gährung und der Fäulniss mit. Diese Processe sind so energisch, dass oft eine erhebliche Wärmeentwickelung dabei stattfindet. Die Wärmeentwickelung in faulendem Mist wird bekanntlich in den Mistbeeten ausgenützt; feuchtes, gährendes Heu und feuchte Rohbaumwolle sollen sich oft (wohl mit Hülfe leicht brennender Gase) bis zur Selbstentzündung erhitzen, und bei keimender Gerste hat man Temperatursteigerungen von 40—70 und mehr Grad beobachtet. Dieselben sind in dieser Höhe aber nicht durch die Athmung der Gersten-Samen bedingt, sondern nach Cohn durch die zersetzende Thätigkeit eines Schimmelpilzes, des Aspergillus fumigatus, in den Samenkörnern. Die Erhitzung der feuchten Rohbaumwolle, die schon zu Schiffsbränden Anlass gegeben, wird dagegen durch einen Micrococcus veranlasst. — Geronnenes Eiweiss und coagulirte Gelatine werden von vielen Pilzen und Bacterien verflüssigt

und die auftretenden Fäulnissgase (Kohlensäure, Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, Ammoniak u. a.) beweisen, wie tiefgreifend die Zersetzung des Substrates ist. Solche gründliche Zersetzungen, bei welchen häufig äusserst giftige Substanzen gebildet werden, bewirken hauptsächlich die erwähnte Wegräumung der abgestorbenen Organismen; auf denselben beruhen auch grösstentheils die schweren Krankheitserscheinungen, welche Pilze und Bacterien in dem Körper lebender Wesen hervorrufen können (Kartoffel-Krankheit, Brand des Getreides, Cholera, Typhus, Diphtheritis, Milzbrand u. s. w.). Pflanzen und zumal Thiere vermögen sich ihrerseits gegen den Angriff jener Mikroorganismen dadurch zu schützen, dass sie Stoffe (Alexine, Antitoxine) besitzen oder nachträglich ausbilden, welche für jene Bacterien specifische Gifte sind, ein Umstand, den die Therapie mehr und mehr mit Erfolg zur Bekämpfung der Infectionskrankheiten benutzt.

Neben der merkwürdigen und für ihre Existenz höchst unvortheilhaft erscheinenden Eigenschaft, den eigenen Nährboden durch Gährung und Fäulniss zu zerstören, besitzen Pilze und Bacterien aber auch die Fähigkeit, einen nicht geeigneten Nährboden für sich brauchbar zu machen. Durch invertirende Fermente können sie den für sie ungeeigneten Rohrzucker in brauchbaren Traubenzucker überführen und vermögen durch diastatische Fermente auch aus Stärke Glykosen und Maltose herzustellen.

Wie aus dem Gedeihen von Pilzen auf den verschiedensten Nährböden hervorgeht, sind dieselben im Stande, mit Hilfe der allermannigfaltigsten Kohlenstoffverbindungen (auch mineralischen, wie weinsteinsaurem Ammoniak oder gar aus kohlensaurem Ammoniak) Protoplasma, Zellhaut, Nucleïn, Fett, Glykogen u. s. w. zu bilden. Bemerkenswerth ist, dass gewisse Pilze und Bacterien, die sogenannten Anaërobionten, zu ihrem Gedeihen des freien Sauerstoffs nicht oder nur zeitweise bedürfen, dass manche derselben überhaupt nur bei Abwesenheit freien Sauerstoffs gedeihen, während andere, die sogenannten Aërobionten, ohne Sauerstoff sich nicht weiter entwickeln oder gar zu Grunde gehen.

Nicht alle schmarotzenden Pilze aber fügen ihrer Nährpflanze durch weitgehende zersetzende Wirkungen einen die Nahrungsentziehung weit überbietenden Schaden zu. Anders als z. B. die baumtötenden Hutpilze verhalten sich viele Rostpilze, welche die befallenen Pflanzen verhältnissmässig wenig schädigen. Die Einwirkung des schmarotzenden Pilzes auf die Nährpflanze erweist sich aber geradezu als förderlich bei den Flechten. Diese wurden früher als eine den Algen und Pilzen völlig gleichwerthige dritte Gruppe der niederen Cryptogamen betrachtet; erst in den letzten Jahrzehnten wurde durch De Bary, zumal aber durch die Forschungen von Schwendener, Reess und Stahl festgestellt, dass der Flechten-Körper kein einheitlicher Organismus ist, sondern sich zusammensetzt aus Algen (bezw. Spaltalgen), die auch sonst frei in der Natur vorkommen, mit besonderen, meist den Ascomyceten zugehörigen Flechtenpilzen, welche aber mit seltenen Ausnahmen sonst nicht saprophytisch oder parasitisch gefunden werden. Die Pilz-Hyphen umspinnen im Flechten-Körper die Algen, überlassen ihnen den zur Assimilation günstigsten Platz auf der Oberseite ihres blattartigen, oder an der Aussenseite ihres cylindrischen Thallus, treten mit ihnen in innige Berührung und entziehen denselben einen Theil ihrer Assimilate. Dafür liefert der Pilz das Nährwasser und setzt die Alge in den Stand, an Orten zu leben, wo sie allein nicht wachsen könnte. Dabei werden die Algen von dem Pilz keineswegs erschöpft, sie werden in Verbindung mit dem Pilze sogar oft kräftiger als in freiem Zustande und vermehren sich durch Theilung. Beiderlei Bestandtheile der Flechten ziehen aus der Lebensgemeinschaft bestimmte

Vortheile und so bilden diese Genossenschaften einen der typischsten Fälle pflanzlicher Symbiose.

Weniger erkennbar ist der Grund, der die Spaltalgen Nostoc und Anabaena regelmässig in Cycadeenwurzeln oder in die Blätter von Azollen und in andere Wasserpflanzen führt (vgl. p. 269).

Neben diesen Fällen von pflanzlicher Symbiose mögen die Lebensgemeinschaften von Pflanzen mit Thieren eine kurze Erwähnung finden. Ebenso wie die genannten Flechtenpilze beuten nach BRANDT auch niedere Thiere einzellige Algen aus, indem sie sich deren Assimilationsproducte aneignen, ohne die Alge selbst zu zerstören. Süsswasserpolypen (Hydra), Schwämme (Spongilla), Ciliaten (Stentor, Paramecium), auch Heliozoen, Würmer (Planarien) und Amöben (A. proteus) zeichnen sich oft durch eine tiefgrüne Färbung ihres Körpers aus; so zahlreich sind die Algen, welche sie in ihren Geweben beherbergen und von deren Assimilaten sie ausschliesslich oder doch mit zehren. Dieselbe Rolle, wie hier die grünen Algen, spielen bei Radiolarien die sogen. „gelben Zellen", die als gelbe einzellige Meeresalgen erkannt wurden. — Eine andere merkwürdige Symbiose, bei welcher es

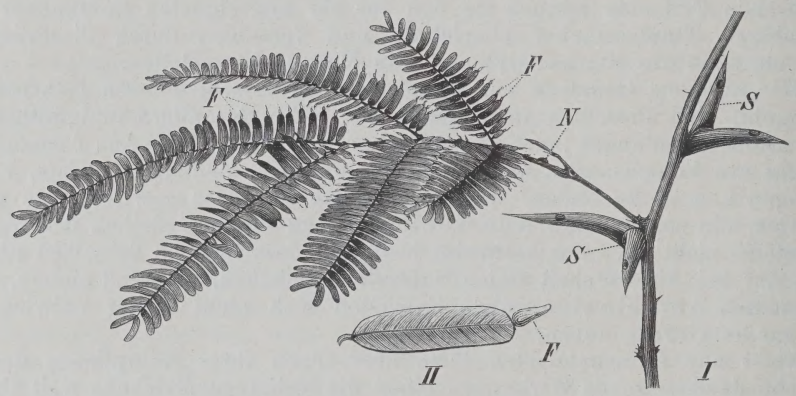

Fig. 187. Acacia sphaerocephala, eine Ameisenpflanze. *I* Stammstück mit Stacheln (*S*) und einem Blatte. Die hohlen Stacheln werden von Ameisen angebohrt und bewohnt. An den basalen Blattfiederchen die Futterkörper *F*. Auf dem Blattstiel bei *N* ein Nectarium. Verkleinert. *II* Einzelnes Blattfiederchen mit dem Futterkörper *F*. Etwas vergrössert.

sich nicht um so elementare Ernährungsfragen handelt, hat sich zwischen Pflanzen und Ameisen ausgebildet. Die sogen. Ameisenpflanzen (Myrmekophyten) bieten kleinen und äusserst kriegerischen Ameisen Wohnungen entweder in hohlen und unschwer zugänglichen Stämmen (Cecropia), in grossen hohlen Dornen (Acacia spadicigera und sphaerocephala, Fig. 187), in blasenartig aufgetriebenen Internodien (Cordia nodosa), oder in kopfgrossen labyrinthartig durchhöhlten Stammknollen (Myrmecodia). Dabei wird den Ameisen oft noch Nahrung geliefert, von den Cecropien und Acacien in Gestalt von eiweiss- und fettreichen Körperchen (Fig. 187 *F*), von den Acacien ausserdem noch durch Nectarien (Fig. 187 *N*). Dafür schützen die Ameisen die bewohnte Pflanze in der wirksamsten Weise gegen thierische Feinde, zumal gegen die Blattschneiderameisen, welche im tropischen Amerika in kürzester Zeit grosse Pflanzen vollständig durch Abschneiden von Blattstückchen entblättern und zu Grunde richten können. Die Blattschneider leben, wie MÖLLER entdeckte, aber auch ihrerseits in einer Symbiose mit einem Pilz (Rozites gongylophora), dessen Mycel sie auf den zusammengetragenen Blattstücken (den „Pilzgärten") in Reincultur züchten und dessen nährstoffreiche, von ihnen selbst veranlasste, eigenartige Aus-

wüchse ihnen ausschliesslich als Nahrung dienen. — Ein bekanntes symbiotisches Verhältniss hat sich zwischen Blumen und Insecten (auch Vögeln) ausgebildet, bei welchem die Blume die Nahrung meist in Nectar und Blüthenstaub, aber auch in Samenanlagen (Yucca-Motte und Feigengallwespe) spendet, die Thiere aber die Befruchtung vermitteln (p. 248 ff.), wodurch beide auf einander angewiesen sind. Weniger eng ist das symbiotische Verhältniss bei der unbeabsichtigten Verbreitung nahrhafter und wohlschmeckender Früchte und Samen durch Thiere (p. 257).

Zu den merkwürdigsten Thatsachen auf dem Gebiete der pflanzlichen Ernährung gehört unstreitig der Fang und die Verdauung von Thieren. Es geschieht dies durch grüne Pflanzen, die sich daher selbständig ihre organische Substanz verschaffen können, die aber durch eigenartige Einrichtungen sich nebenher eine aussergewöhnliche Quelle stickstoffreicher organischer Nahrung nutzbar machen und dieselbe zu einem kräftigeren Gedeihen und vor Allem zu reichlicherer Samenproduction verwenden als es ohne thierische Nahrung möglich ist. Es ist wohl kein Zufall, dass die thierfangenden (carnivoren) Pflanzen (gewöhnlich insectenfangende oder Insectivoren genannt) meist Bewohner sehr feuchter Standorte, des Wassers und der Sümpfe, oder Bewohner feuchter Tropenwälder oder auch Epiphyten (nicht schmarotzende Baumbewohner) sind, denen die stickstoff- und phosphorhaltigen Bodensalze nicht in dem Maasse zufliessen wie stark transpirirenden Landpflanzen. Besonders deutlich wird dieser Umstand bei Betrachtung unserer einheimischen Sonnenthau-Pflänzchen (der Drosera-Arten), welche mit wenigen dünnen Würzelchen den mächtigen, schwammartig durchnetzten Torfmoos-Rasen lose aufsitzen. Hier muss die Fleischnahrung ein willkommener Beitrag zur Stickstoffernährung sein.

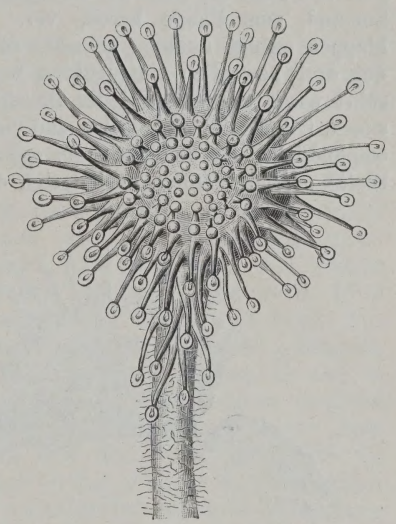

Fig. 188. Ein Blatt des Sonnenthau's (Drosera rotundifolia). Die gestielten Drüsen mit den ansitzenden Tröpfchen dienen zum Fang und zur Verdauung von Insecten. Nach Darwin. Vergr.

Für den Thierfang bestehen bei den carnivoren Pflanzen die mannigfaltigsten Einrichtungen. Auf den Blättern der Drosera stehen wie Schneckenfühler gestaltete stielartige Auswüchse, deren Drüsenköpfchen ein klebriges saueres Secret absondern (Fig. 188 und 115). Kleinere Insecten, aber auch grössere Fliegen und Schmetterlinge, die mit diesen Drüsen-Köpfchen in Berührung kommen, bleiben daran hängen, gerathen bei ihren Befreiungsversuchen mit noch mehr Drüsen in Berührung und werden dadurch um so fester gehalten. Durch den Berührungsreiz veranlasst, krümmen sich dann sämmtliche Stielchen („Tentakeln") nach dem Opfer hin, wobei die Blattfläche selbst hohl wird und das Insect umfasst. Das Secret wird nun reichlicher ausgeschieden, sein Gehalt an Ameisensäure wird gesteigert und es tritt ausserdem ein peptonisirendes Ferment hinzu. Das gefangene Thier wird in kurzer Zeit vom Secret ganz überzogen und eingehüllt; es erstickt und wird dann langsam verdaut. Die gelösten Fleischtheile werden darauf von den Blattzellen sammt dem Secret resorbirt.

Bei der ebenfalls in Deutschland heimischen Pinguicula legt sich der Blattrand um das kleine Thier, welches an den winzigen Hautdrüsen hängen bleibt. — Die gleichfalls bei uns in stehenden Gewässern vorkommenden Utricularia-Arten tragen

an den fein zerschlitzten Blättern (Fig. 34) kleine grüne Blasen (umgewandelte Blattzipfel), die eine kleine viereckige Oeffnung besitzen. Diese Oeffnung ist mit einer elastischen, nur nach innen sich öffnenden Klappe verschlossen, gestattet kleinen Schneckchen und Krebschen, die durch besondere Auswüchse nach der Oeffnung hin geleitet werden, leicht den Eingang in die Blase, verwehrt ihnen aber den Austritt, so dass man oft zehn und zwölf Thiere darin gefangen findet. Haare, die von der inneren Blasenwand kreuzweise aus gemeinsamer Basis entspringen, scheinen die Resorption der absterbenden thierischen Körper zu besorgen.

Stattlicher und leistungsfähiger sind die Fangeinrichtungen ausländischer Carnivoren. Geradezu überraschend ist die Schnelligkeit, mit welcher die Venusfliegenfalle (Dionaea) auf den Torfmooren Carolinas ihre hohlen gezähnten Blatthälften zusammenklappt und das Insect, das sich darauf gewagt, so gefangen nimmt. Fig. 189 stellt ein Blatt der Dionaea in offnem Zustand, zum Fange bereit, vor. Das Zuklappen erfolgt äusserst schnell, sobald eine der drei beweglich eingelenkten Borsten berührt wird, welche auf jeder Blatthälfte aufsitzen. (Die Blattflächen selbst sind viel weniger empfindlich.) Ist das Insect im geschlossenen Blatte endlich getötet, wobei sich die zarten

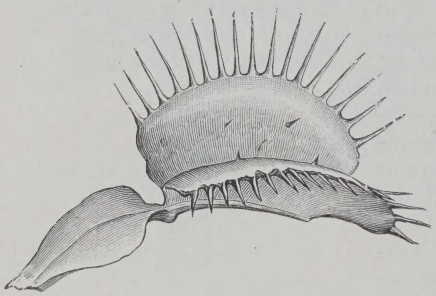

Fig. 189. Ein Blatt der Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula). Auf der inneren Blattfläche die empfindlichen Borsten, deren Berührung ein plötzliches Zusammenklappen der beiden Blatthälften bewirkt. Der schraffirte Theil der Innenflächen dicht mit Verdauungsdrüsen besetzt. Nach DARWIN. Vergrössert.

Fig. 190. Blatt-Kanne einer Nepenthes. Am Grunde der Kanne, aus welcher ein Stück herausgeschnitten gedacht ist, steht die von den Blattdrüsen ausgeschiedene Flüssigkeit *F*, in welcher hineingefallene Thiere verdaut werden. Verkleinert.

Blattflächen dicht demselben anschmiegen, dann beginnt auch hier eine reichliche Ausscheidung verdauender Säfte durch Drüsenhaare, die auf der inneren (in der Figur schraffirten) Blattfläche stehen; später erfolgt die Resorption der gelösten Producte. Vorherrschend tritt bei den ausländischen Insectivoren die Kannenform als Thierfalle auf, so bei Nepenthes, Cephalotus, Sarracenia, Darlingtonia. Die Kannen entstehen, indem ganze Blätter, oder Theile derselben, sich zu krugartigen Behältern ausbilden (vgl. Fig. 33 und Fig. 190). Unten in solchen Kannen steht eine von Drüsen der inneren Wand ausgeschiedene wässerige Flüssigkeit. Thiere, welche bei Nepenthes durch Honigabscheidungen am Rande der Kanne angelockt werden und denselben betreten, gleiten bei der ausserordentlichen Glätte der Wand aus, oder werden auch durch kleine Haare, die alle nach innen gerichtet sind, in die Kannen hineingeleitet und fallen alsdann in die Flüssigkeit, wo sie durch Fermente und

Säuren verdaut werden. — Bei Sarracenia und Cephalotus hat GÖBEL keine verdauenden Fermente, bei Cephalotus aber fäulnisshemmende Secrete nachweisen können. — Die deckelartige Ueberwölbung der Kannenöffnung, wie sie sowohl bei Nepenthes als auch bei Sarracenia und Cephalotus sich findet, klappt nicht zu, ihre Aufgabe scheint vielmehr die zu sein, das Einfallen fremder Körper, vor Allem auch von Regenwasser, in den Kannensaft zu verhüten. Der Eingang zu den Blattschläuchen der Darlingtonia befindet sich auf der Unterseite ihres helmartig übergebogenen Endes und macht einen Deckel entbehrlich.

III.

Die Athmung.

Es ist allbekannt, dass die Thiere nicht leben können, ohne zu athmen. Die Athembewegungen der höheren Thiere, das Einziehen sauerstoffhaltiger Luft durch Landthiere, sauerstoffreichen Wassers durch Wasserbewohner ist eine zu auffallende Lebenserscheinung, als dass sie übersehen werden könnte. Die Athmung der Pflanzen bietet sich dagegen dem Beobachter nicht so auffällig dar, und wie sich die Ernährung der grünen Pflanzen nur durch das eigens angestellte Experiment feststellen liess, so bedurfte es gleichfalls richtig überlegter Versuche, um zu erkennen, dass auch die Pflanzen athmen müssen, um leben zu können, dass sie ganz wie Thiere Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben. Noch LIEBIG hatte 1840 in seinem epochemachenden Werke „Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie" die Athmung der Pflanzen geleugnet, welche SAUSSURE 1822 und DUTROCHET 1837 eingehend untersucht und in ihren wesentlichen Erscheinungen richtig erkannt hatten. LIEBIG erklärte die Athmung der Pflanzen geradezu für widersinnig, da man ja wisse, dass die Pflanze umgekehrt Kohlensäure zersetze und Sauerstoff abscheide; er hielt es für ein Unding, dass beide Vorgänge in der Pflanze neben einander herlaufen könnten — und doch ist es so. Assimilation und Athmung sind zwei Lebensprocesse, die ganz unabhängig von einander in der Pflanze bestehen. Während nur die **grünen** Pflanzentheile und nur im Licht bei der Assimilation Kohlensäure zerlegen und Sauerstoff ausscheiden, athmen **alle** Pflanzenorgane ohne Ausnahme Tag und Nacht Sauerstoff ein und Kohlensäure aus. Wird bei der Assimilation organische Substanz gewonnen, so geht umgekehrt bei der Athmung solche verloren. Eine Keimpflanze, welche im Dunkeln nicht assimiliren kann, verathmet einen grossen Theil ihrer organischen Substanz und verliert dabei beträchtlich an Trockengewicht. Ein Mais-Keimling, der sich aus einem 0,5 gr schweren Mais-Korn entwickelt, verathmet im Dunkeln in etwa drei Wochen die volle Hälfte seiner organischen Reservestoffe. Wenn grüne Pflanzen im Licht einen bedeutenden Ueberschuss organischer Substanz gewinnen, so verdanken sie diesen ausschliesslich dem Umstand, dass die zeitweilige Production durch die Assimilationsthätigkeit der grünen Theile die Verluste durch die ständige Athmung aller Organe weitaus übertrifft. So genügt nach BOUSSINGAULT's Schätzungen beim Lorbeer 1 Stunde Assimilation, um das Material für 30 Stunden Athmung zu beschaffen.

Was macht nun aber die Athmung unentbehrlich für das Leben? Auf den Substanzverlust als solchen kann es doch unmöglich abgesehen sein, da

dieser eine blosse Vergeudung mühsam gewonnener Nahrung darstellen würde Einen Anhaltspunkt über die Bedeutung der Athmung giebt uns aber das Verhalten der Pflanzen selbst, wenn wir ihnen den Sauerstoff vorenthalten, entweder so, dass wir sie z. B. in reinen Stickstoff oder Wasserstoff, oder aber in einen luftleeren Raum bringen. Da findet es sich nämlich, dass alsbald jede sichtbare Lebensthätigkeit zum Stillstand kommt. Bei einer vorher kräftig wachsenden Pflanze erlischt das Wachsthum gänzlich, die Plasmaströmung in den Zellen hört auf, wie auch alle äusseren Bewegungserscheinungen; die reizbaren Organe (p. 238) werden starr und unbeweglich: Die Pflanze verfällt in eine todähnliche Ruhe, denn alles bleibt auf dem Punkte stehen, auf welchem es gerade in seiner Lebensthätigkeit getroffen wurde. Wenn dann nach nicht zu langer Zeit Sauerstoff wieder zugelassen wird, so kehren die unterbrochenen Lebensäusserungen zurück. Ein längeres Verweilen in sauerstofffreier Umgebung vernichtet jedoch die Lebensthätigkeit unwiederbringlich, da in jenem Starrezustand sich doch innere chemische Processe abspielen, welche bei längerem Sauerstoffabschluss zur Vergiftung und zur Zersetzung der lebendigen Substanz führen. Der Eintritt des Sauerstoffs in den Chemismus der Zelle ist also nothwendig, um die lebendige Substanz im Zustande normaler Thätigkeit zu erhalten und Umsetzungen zu verhüten, welche die Lebensthätigkeit zerstören.

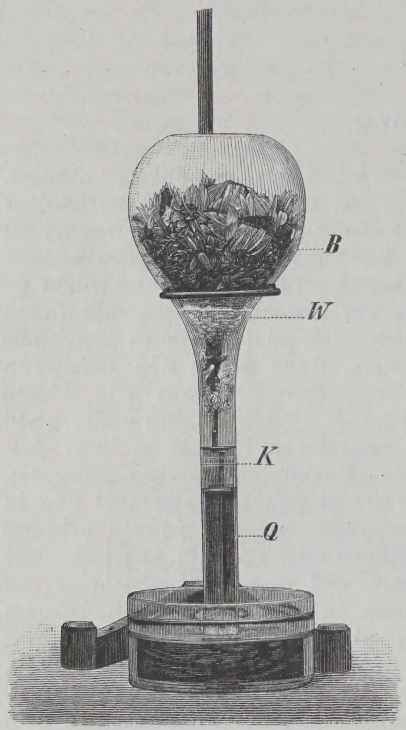

Fig. 191. Athmungsversuch. Der bauchige Theil des Glaskolbens *B* ist mit Wucherblumen (Chrysanthemum) gefüllt. Die von diesen durch Athmung erzeugte Kohlensäure wird von der Kalilauge *K* absorbirt und die Absorption angezeigt durch das Eindringen und Steigen des Quecksilbers *Q* in die Röhre.

Der Sauerstoffverbrauch und die Erzeugung von Kohlensäure durch lebende Pflanzen kann schon durch sehr einfache Versuche qualitativ und quantitativ festgestellt werden. Nach dem, was über die entgegengesetzten Ausgangs- und Endproducte bei der Assimilation und der Athmung gesagt ist, wird man den Stoffwechsel der Athmung nicht an gleichzeitig assimilirenden Pflanzentheilen unmittelbar wahrnehmen können; man wird zu nichtgrünen Pflanzentheilen greifen oder grüne im Dunkeln beobachten müssen. Bunte oder weisse Blüthen, Wurzeln, keimende Samen und Pilze sind beispielsweise Objecte, an denen sich der Gaswechsel der Athmung jederzeit nachweisen lässt. Je reicher dieselben an Protoplasma sind und je energischer ihre Lebensthätigkeit ist, um so kräftiger athmen sie auch. Junge, in lebhaften Bildungsprocessen begriffene Pflanzentheile liefern daher die besten Versuchsergebnisse. — Noch ist aber zu bemerken, dass wir bei den anzuführenden Versuchen nicht das volle Endproduct der Athmung zu sehen bekommen, sondern davon nur die Kohlensäure nachweisen. Wie theoretische Erwägungen und genaue quantitative Bestimmungen der bei der Athmung entstehenden Trockensubstanzverluste auf das Bestimmteste ergeben, wird nämlich

bei der Athmung neben Kohlensäure aus der organischen Substanz auch noch Wasser gebildet.

Den Verbrauch des Sauerstoffs unter Bildung von Kohlensäure lässt der nebenstehende einfache Versuch (Fig. 191) klar hervortreten. In der bauchigen Erweiterung eines umgestülpten Glaskolbens werden einige junge Hutpilze oder Compositen-Blüthen (*B*) durch einen leichten Wattepfropf (*W*) festgehalten. Die Halsöffnung des Kolbens, welcher gewöhnliche Luft enthält, taucht in ein offenes Gefäss mit Quecksilber (*Q*) ein, wodurch die Luft in dem Kolben abgeschlossen ist. Durch das Quecksilber hindurch werden dann einige Kubikcentimeter Kalilauge (*K*) oder einige Stückchen feuchten Aetzkalis in den Hals eingeführt. In dem Maasse wie die Pflanzentheile den Sauerstoff im Kolben verbrauchen und Kohlensäure ausathmen, wird diese durch die Kalilauge absorbirt, und das hat zur Folge, dass das Luftvolumen sich verkleinert und das Quecksilber in dem Hals emporsteigt. Nach einiger Zeit hört das Steigen des Quecksilbers auf, und es bleibt auf seinem höchsten Stand unverändert stehen. Berechnet man das zurückgebliebene Luftvolumen im Kolben auf normale Dichtigkeit, so ergiebt sich, dass ein Fünftel des ursprünglichen Volums verschwunden ist; das heisst aber nichts anderes, als dass der ganze Sauerstoff (der ein Fünftel der atmosphärischen Luft ausmacht) verbraucht worden ist. Stellt man mit dem gleichen Apparat den Versuch an, ohne die Kohlensäure durch Aetzkali zu absorbiren, dann bleibt der anfängliche Quecksilberstand meist unverändert, das Luftvolumen also constant. Daraus folgt aber, dass die Volumina des verbrauchten Sauerstoffs und der gebildeten Kohlensäure gleich sind; man drückt dies auch kurz durch die Formel aus: $\frac{CO_2}{O_2} = 1$. Dieses Verhältniss trifft jedoch nur in den Fällen zu, wo der Sauerstoff ausschliesslich für die Athmung verwandt wird, nicht aber ausserdem bei der Umwandlung von Inhaltskörpern mitwirkt, wie es bei der Keimung fettreicher Samen und beim Gaswechsel der Succulenten (p. 164) der Fall ist. Bei der Keimung fettreicher Samen wird das Fett in sauerstoffreichere Kohlehydrate verwandelt. Die dazu verwandte Menge von Sauerstoff bleibt in der Pflanze gebunden. Bei den Succulenten dagegen greift die denselben eigenthümliche nächtliche Säurebildung und die im Licht erfolgende Entsäuerung in den Gaswechsel der Athmung ein.

Der Sauerstoffverbrauch bei der Athmung kann auch gezeigt werden durch das Verlöschen einer Flamme in einem kleinen Raume, in welchem Pflanzen längere Zeit verweilt haben: Ein hohes Standglas wird etwa zu einem Drittel oder zur Hälfte mit Blüthen oder Hutpilzen angefüllt, der eingeriebene Glaspfropf fest aufgesetzt und der Apparat eine Zeit lang sich selbst überlassen. Oeffnet man ihn dann vorsichtig, so bleibt die schwere Kohlensäure im Cylinder und eine in denselben eingesenkte brennende Kerze zeigt durch ihr sofortiges Erlöschen an, dass es ihr an Sauerstoff zur Unterhaltung der Verbrennung fehlt. Die bei der Athmung gebildete Kohlensäure kann quantitativ durch die Gewichtszunahme der sie absorbirenden Kalilauge oder bei der Einleitung in Barytwasser (dem etwas $BaCl_2$ zugefügt ist) mit Hülfe des Niederschlags von kohlensaurem Baryt nachgewiesen werden. Bei diesen letzten Versuchen ist es natürlich nothwendig, die Luft, welche man über die athmenden Pflanzen in geschlossenem Raume streichen lässt, vorher von ihrem natürlichen Kohlensäuregehalt zu befreien.

Die intramoleculare Athmung. Um die Mitte der siebziger Jahre machte Pflüger die überraschende Entdeckung, dass Frösche in sauerstoffloser Luft keineswegs sofort ersticken, sondern eine Zeit lang weiterleben und dabei sogar beständig Kohlensäure ausscheiden. Man untersuchte dann auch Pflanzen genauer auf ein solches Verhalten und fand, dass auch sie bei Mangel an freiem Sauerstoff befähigt sind, noch Kohlensäure auszuathmen und ihr Leben dabei einige Zeit zu fristen. Unter diesen

Bedingungen müssen natürlich beide Elemente, sowohl der Kohlenstoff wie der Sauerstoff, aus der organischen Substanz der Pflanze selbst stammen; der Sauerstoff kann aber nur durch ungewöhnliche Umsetzungen innerhalb derselben verfügbar werden. Deshalb hat man diese besondere Art der Athmung als die intramoleculare Athmung bezeichnet.

Die in einem bestimmten Zeitraum durch intramoleculare Athmung erzeugte Kohlensäuremenge ist, wie leicht erklärlich, meist geringer als die bei Gegenwart freien Sauerstoffes entstehende; man kennt aber auch Pflanzen (z. B. die Feldbohne, Vicia Faba), deren Keimlinge in reiner Wasserstoffatmosphäre stundenlang ebensoviel Kohlensäure ausathmen wie in sauerstoffhaltiger Luft. (Wie oben erwähnt, hört das Wachsthum aber bei intramolecularem Athmen auf und es treten fremdartige Zersetzungen ein, wobei u. a. Alkohol entsteht.)

Das Bestehen der intramolecularen Athmung warf auf die Vorgänge bei der normalen Sauerstoffathmung ein ganz neues Licht. Hatte man früher geglaubt, dass der Anstoss zur Athmung von der Activität des Sauerstoffes ausgehe, derart, dass dieser auf die lebendige Substanz gleichsam wie auf leicht oxydirbare Körper einwirke, so zwangen die neuen Entdeckungen zu einer anderen Auffassung. Das Protoplasma scheint demnach vielmehr bei seiner Lebensthätigkeit ständig eine oder mehrere Substanzen zu erzeugen, welche den Sauerstoff gierig an sich reissen. Die Affinität dieser Substanzen zum Sauerstoff ist dabei so stark, dass sie, falls kein freier Sauerstoff zu ihrer Sättigung vorräthig ist, ihn der protoplasmatischen Substanz selbst, unter Zersetzung derselben, entnehmen (ähnlich wie Chlor andere Verbindungen zersetzt, indem es ihnen den Wasserstoff entreisst). Die Pflanze athmet also, nicht weil der Sauerstoff der Luft von selbst zersetzend (oxydirend) auf sie einwirkt, sondern: Weil die Pflanze von sich aus das Bedürfniss zu einer Athmung hat, deshalb zieht sie den Sauerstoff in ihren Stoffwechsel. Die Athmung ist also, wie die Ernährung und das Wachsthum, der Ausdruck einer eigenartigen Lebensthätigkeit des Protoplasmas. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint es ganz selbstverständlich, dass die Athmung mit jeder Steigerung der Lebensthätigkeit zunimmt, mit jeder Schwächung der Lebensfunctionen dagegen abnimmt.

Fragen wir nun nach dem physiologischen Grunde des Bestehens der Athmung, so ist es schwieriger, über denselben sich Rechenschaft zu geben als über den Vortheil oder die Nothwendigkeit vieler anderer Lebensäusserungen. Das Verhalten der Pflanzen im sauerstofffreien Raum zeigt jedenfalls, dass die normale Athmung Bedingung für diejenigen Vorgänge ist, die sich bei den Lebensäusserungen im Protoplasma abspielen, und man kann sich danach die Rolle der Athmung in Kürze so zurechtlegen, dass durch sie Gleichgewichtsstörungen innerhalb der lebendigen Substanz hervorgerufen werden, welche erst wieder den Anstoss zu weiteren molecularen Bewegungen und zu weiterer Lebensthätigkeit geben. Alle räumlich vereinigten Kräfte und Stoffe streben bekanntlich einem endlichen Gleichgewichts- und Ruhezustand entgegen, und so arbeiten auch die im lebendigen Protoplasma wirksamen Energien auf einen Gleichgewichtszustand hin, der durch die Athmung immer wieder gestört wird und wodurch sich das Spiel der Energien immer von Neuem erhält. Somit werden durch das Athmen Kräfte, welche Lebensvorgänge verursachten und welche dabei verbraucht wurden, wieder ersetzt. Mit anderen Worten: Es wird specifische Lebensenergie gewonnen, welche durch keine anderen Kraftquellen (wie sie in den Druckkräften des Turgors, in Wärme- und Lichtschwingungen der Pflanze zu Gebote stehen) geliefert werden kann. Die bei der Athmung entbundenen Kräfte leiten sich aber von jenem Kraftvorrath ab, welcher bei der Assimilation umgekehrt in Gestalt chemischer Energie in den Kohlehydraten gespeichert wurde (vgl. p. 167). — Bei intramolecularer Athmung stört

das Athembedürfniss der Pflanze die Gleichgewichtslage in krankhafter Weise und macht Kräfte frei, welche nicht zur Fortsetzung der Lebensthätigkeit, sondern zur Zertrümmerung des lebendigen Gefüges führen.

Dass specifische Lebensenergie auch anders als durch Verwendung freien Sauerstoffes gewonnen werden kann, zeigt das Beispiel der Anaërobionten (p. 181), die ohne freien Sauerstoff sich fortentwickeln und vermehren. Die Bildung von Eisenoxydhydrat bei den sogen. Eisenbacterien und die Erzeugung von Schwefelsäure durch die Schwefelbacterien, sind wohl berufen, bei diesen Mikroorganismen die Kohlensäureathmung durch andere Kraftquellen zu ersetzen.

Der Energiegewinn bei der Sauerstoffathmung wird, wie erwähnt, mit Verlusten an verbrennlicher organischer Substanz erkauft. Diese Verluste treffen wohl zunächst den Plasmakörper selbst, sie werden aber alsbald wieder auf Kosten von Kohlehydraten (und Fetten) gedeckt, so dass bei der Athmung kein dauernder Verlust an plasmatischer Substanz, wohl aber eine sichtliche Verminderung der Kohlehydrate und Fette nachweisbar ist.

Wärmeentwickelung beim Athmen. Der Athemprocess ist chemisch-physikalisch betrachtet eine Oxydation oder Verbrennung und gleich diesen mit Wärmeentwickelung verknüpft. Dass sich die Pflanzen durch die Athmung aber nicht fühlbar erwärmen, rührt daher, dass letztere meist nicht sehr intensiv ist, dass die Transpiration erhebliche Wärmemengen latent macht, wodurch transpirirende Pflanzen meist sogar kühler als ihre Umgebung sind und aus dieser noch Wärme aufnehmen, und weil die Pflanzen im Verhältniss zu ihrer Körpermasse grosse ausstrahlende Flächen besitzen. Werden Transpiration und Wärmestrahlung verhindert und werden zur Untersuchung lebhaft athmende Pflanzen ausgewählt, dann lässt sich in der That die Erwärmung nachweisen. Zusammengehäufte keimende Samen (Erbsen) zeigen dann unter günstigen Umständen eine Selbsterwärmung um 2° C. Die stärkste Erwärmung von Pflanzen ist bei den Blüthenkolben von Araceen beobachtet worden, welche ihre Temperatur um 10, 15, ja sogar um 20° C. durch intensive Athmung erhöhen. Auch bei den grossen Blüthen der Victoria regia sind 15° C. Temperaturerhöhung gemessen worden. Ein Gramm der Kolbensubstanz von Araceen liefert dabei in einer Stunde bis zu 30 Cubikcentimeter CO_2 und in wenigen Stunden kann bei so intensiver Athmung die Hälfte der Trockensubstanz (der Vorrath an Zucker und Stärke) verathmet werden.

Dass neben der Athmung aber auch noch andere Processe in die Wärmeentwickelung eingreifen, geht daraus hervor, dass diese nicht proportional mit der erzeugten Kohlensäure steigt und fällt. Die bis 70° C. steigenden Temperaturen, die man bei keimender Gerste zuweilen beobachtet, rühren, wie bereits p. 180 erwähnt, nicht von der Athmung der Gerste allein her, sondern werden durch die Athmungs- und Zersetzungsthätigkeit eines Pilzes in den Gersten-Körnern hervorgerufen.

Die Bewegung der Gase in der Pflanze. Der Eintritt des Sauerstoffs in den Pflanzenkörper wird bekanntlich nicht durch Athembewegungen wie bei Thieren unterstützt, sondern erfolgt lediglich durch Diffusionsströmungen. Diejenigen Zellen, welche mit umgebendem Wasser oder umgebender Luft in unmittelbarer Berührung stehen, können ihren Sauerstoff diesen Medien direct entnehmen. Die rings von anderen lückenlos umgebenen Zellen mehrschichtiger Gewebe sind bei der Athmung auf den Sauerstoff angewiesen, welcher durch jene Gewebe zu ihnen gelangt. In den aus Millionen von Zellen bestehenden Körpern der höheren Gewächse würde eine Diffusionsströmung von Zelle zu Zelle aber nicht ausreichen, um innere lebendige Zellen noch mit Sauerstoff zu versehen. Das geschieht vielmehr

mit Hülfe von Luftcanälen, die als Intercellulargänge den Pflanzenkörper durchsetzen, in fertigen Geweben fast alle Zellen mit plasmatischem Inhalt unmittelbar streifen und andererseits mit der freien Atmosphäre durch Spaltöffnungen oder Lenticellen (p. 119) in directer Verbindung stehen. Der Zusammenhang der Intercellularen unter sich und mit der Aussenwelt, welcher bei der anatomischen Untersuchung schon höchst wahrscheinlich erscheint, wird zur Gewissheit durch das physiologische Experiment. Es gelingt nämlich ohne Schwierigkeit, Luft aus den Spaltöffnungen und den Lenticellen austreten zu lassen, wenn man dieselbe in die Intercellulargänge unter mässigem Druck einpresst; es kostet auch umgekehrt nicht viel Mühe, bei mässiger Saugung aus den freigelegten Intercellularen grosse Mengen von Luft herauszusaugen, die nur durch die Spaltöffnungen und Lenticellen ihren Weg in die Pflanze gefunden haben kann. Fig. 192 zeigt einen kleinen, zu solchen Versuchen dienlichen Apparat. Wird die Luft in dem Glase (*G*) durch mässige Saugung an dem Rohr (*R*) verdünnt, dann quillt ein Strom von Luftblasen unten aus dem Blattstiel heraus. Dieser gleichmässig anhaltende Luftstrom entweicht aus den Intercellularen der Schnittfläche und wird ständig durch die Spaltöffnungen des Blattes hindurch gespeist. Durch ähnliche Vorrichtungen kann man beweisen, dass an verkorkten Stammtheilen die Lenticellen die Verbindung der Markstrahl-, Rinden- und Holzintercellularen mit der Aussenluft vermitteln. Die Bewegung der Gase in den Intercellularräumen geschieht durch Diffusion — wozu der Gaswechsel bei der Athmung wie bei der Assimilation und die Abgabe von Wasserdampf bei der Transpiration ständigen Anlass geben — wird aber unterstützt durch Massenbewegungen, welche durch Temperatur-, Druck- und Feuchtigkeitswechsel der umgebenden Atmosphäre vornehmlich veranlasst werden, zu welchen aber auch die durch den Wind veranlassten Bewegungen der Pflanzen beitragen.

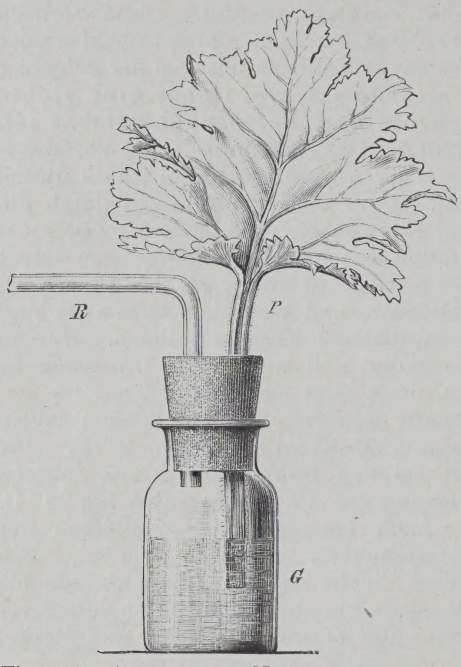

Fig. 192. Apparat zum Nachweis der offenen Gaswege in der Pflanze. In das Glas *G* sind ein Blatt *P* und eine Glasröhre *R* eingedichtet. Wird die Luft im Glase durch Saugung an *R* verdünnt, dann dringt äussere Luft durch die Spaltöffnungen in die Intercellularen des Blattes und tritt in Form kleiner Luftblasen aus der untergetauchten Schnittfläche des Blattes in das Glas ein. Aus DETMER physiol. Pract.

In hervorragendem Maasse entwickelt sind luftführende Intercellularräume bei den Wasserpflanzen und Sumpfgewächsen; sie nehmen da weitaus den grössten Raum der Organe für sich in Anspruch. Die ganz untergetauchten, spaltöffnungslosen Wasserpflanzen verschaffen sich auf diese Weise eine Binnenatmosphäre, mit welcher ihre Zellen einen lebhaften Gaswechsel unterhalten können. Die Binnenatmosphäre steht durch Diffusionsvorgänge aber auch mit dem umgebenden

Wasser in langsamem Austausch. Bei Sumpf- und Ufergewächsen, die sich theilweise in die freie Luft erheben, bilden die geräumigen Intercellulargänge Verbindungscanäle, durch welche atmosphärischer Sauerstoff leicht, und ohne unterwegs erschöpft zu werden, auch zu solchen Organen gelangen kann, die, tief im Schlamme steckend, von Sumpfgasen umgeben und von jeglicher äusseren Sauerstoffzufuhr sonst abgeschnitten sind (Ueber Athemwurzeln vgl. p. 36).

Leuchten. Unter denselben Bedingungen, welche die Athmung unterhalten, tritt bei einer beschränkten Zahl von Pflanzen, zumal bei Pilzen und Bacterien, ein phosphorartiges Leuchten auf. Diese Phosphorescenz verschwindet in sauerstofffreier Umgebung, stellt sich aber wieder ein, wenn freier Sauerstoff zutritt. Alle Umstände, welche die Athmung fördern, verstärken das Leuchten und umgekehrt. Nach den Untersuchungen, die man über das Leuchten der Thiere angestellt hat, von welchem das der Pflanzen wohl nicht principiell verschieden sein dürfte, steht das Leuchten jedoch nicht unmittelbar mit den Athmungsvorgängen in Zusammenhang, ist vielmehr von der Anwesenheit eines eigenartigen Stoffes abhängig, der in Gestalt kleiner colloidaler Kügelchen oder Körnchen vom Plasma erzeugt wird und der beim Uebergehen in den krystallinischen Zustand aufleuchtet. Dieser Leuchtstoff kann auch ausserhalb des lebenden Organismus bei Befeuchtung, bei geeigneter Temperatur und Sauerstoffzutritt, sogar nach langer Aufbewahrung, zum Leuchten gebracht werden.

Die bekanntesten, mit weissem, blauem oder grünem Lichte phosphorescirenden Pflanzen sind einerseits gewisse Bacterien, welche oberflächlich auf Fleisch und Fischen wuchern, sodann das früher als „Rhizomorpha" beschriebene Mycelium des Agaricus melleus, eines baumtötenden Hutpilzes, sowie der in Südeuropa unter Oelbäumen wachsende Ag. olearius und noch vereinzelte ausländische Hutpilze (Ag. igneus, Ag. noctilucens, Ag. Gardneri u. a.). Das Leuchten modernden Holzes ist jedenfalls auf darin wuchernde Pilze oder Bacterien zurückzuführen. Am Leuchten des Meeres nehmen, ausser zahlreichen Thieren, von Pflanzen besonders die Alge Pyrocystis noctiluca sowie leuchtende Bacterien hervorragenden Antheil.

Das sogenannte Leuchten des Leuchtmooses Schistostega, einiger Selaginellen und Farne hat mit jenem Phosphoresciren nichts gemein, indem es lediglich auf dem Reflexschein des Tageslichtes in eigenartig geformten Zellen (vgl. Fig. 325) beruht. Das Leuchten einzelner Meeresalgen besteht dagegen im Fluoresciren und Opalisiren eiweissartiger Inhaltskörper oder im Irisiren von Cuticularschichten.

IV.

Das Wachsthum.

Die Grösse, welche Pflanzen erreichen, ist ausserordentlich verschieden. Gewaltig ist schon der Grössenunterschied zwischen einem mikroskopisch kaum sichtbar zu machenden Micrococcus und einem grossen Hutpilz; und wie klein ist letzterer wieder neben der wolkenanstrebenden Sequoia Californiens. Ein Bacillus von der Grösse eines Hutpilzes, ein Schimmelpilz von der Höhe einer Sequoia wären aber bei ihrer gegebenen Organisation physiologisch ebenso undenkbar wie etwa ein Hutpilz von der Grösse eines Micrococcus. In der Grösse eines Organismus liegt demnach eine Eigenschaft vor, die mit seinem Bau und seiner Lebensweise in engster Beziehung steht und die man

deshalb bei Individuen derselben Art nur innerhalb gewisser Grenzen schwanken sieht.

Wenn nun auch gewisse Pflanzen in ihrer vollkommenen Entwickelung oft erstaunliche Maasse annehmen und aus Hunderttausenden und Millionen von Zellen sich zusammensetzen, so beginnen sie doch ihr Dasein als mikroskopisch kleine und höchst einfach gebaute Zellen. Um ihre endgültige Grösse und Functionsfähigkeit zu erreichen, müssen sie wachsen, d. h. ihren Körper vergrössern und ausgestalten. Selbst die winzigen einzelligen Coccen und Bacterien kommen ohne Wachsthum nicht aus. Da sie sich vornehmlich durch Theilung fortpflanzen, so müssen die Theilstücke immer wieder auf die Dimensionen der Mutterzelle heranwachsen, falls sie nicht in wenigen Generationen durch zunehmende Kleinheit die Existenzfähigkeit einbüssen sollen. Es giebt also keine fertig entwickelte Pflanze, die nicht zuvor hätte wachsen müssen. — Vergleichen wir im Geiste aber eine erwachsene Eiche oder Ceder mit jener runden einfachen Eizelle, aus der sie wachsend entstand, dann wird es uns erst recht klar, dass mit dem Worte Wachsthum nicht nur ein blosses Grösserwerden gemeint sein kann, sondern dass eine Reihe der mannigfaltigsten Entwickelungen, äusserer und innerer Veränderungen, in dasselbe inbegriffen ist. In solchen, durch die Lebensthätigkeit geschaffenen, daher bleibenden oder doch nur durch Lebensthätigkeit wieder ausgleichbaren Veränderungen haben wir den Ausdruck des Wachsthums zu suchen. Eine Volumzunahme allein setzt noch kein Wachsthum voraus, denn wenn eine ausgetrocknete verschrumpfte Rübe in Wasser anschwillt, so wird man nicht sagen die Rübe wächst. Ergiebiges Wachsthum kann sogar bei grossen Substanzverlusten stattfinden, wie eine im dunkelen Keller austreibende Kartoffel zeigt: Durch Transpiration büsst sie Wasser, durch die Athmung organische Substanz ein, und doch zeigen ihre Triebe echtes Wachsthum.

Bei niederen Organismen äussert sich das Wachsthum oft in sehr einfachen Vorgängen. Amöben und Plasmodien wachsen, indem sie ihre Substanz vermehren, Bacillen, einzellige Algen oder Pilze, indem sie ausserdem ihre Membranen vergrössern. Bei höheren Pflanzen sind die Wachsthumsvorgänge weit verwickelter und mannigfaltiger, so dass man hier nach Sachs etwa vier Hauptphasen des Wachsthums unterscheiden kann, welche indessen in Wirklichkeit nicht scharf von einander getrennt sind, sondern unmerklich in einander übergehen. Diese sind:

1. Die erste Anlage neuer Zellen oder Organe nach Stellung und Zahl (das Hervortreten des Grundrisses).
2. Die embryonale Weiterausbildung und Formung.
3. Die Streckung der embryonal geformten Organe.
4. Die innere Ausbildung und Fertigstellung der Gewebe.

Die embryonale Anlage der Organe.

Die höheren Pflanzen erfahren im Gegensatz zu den höheren Thieren einen ständigen Zuwachs von neuen Organen. Diese Neubildungen entstehen entweder aus jenem embryonalen Gewebe, wie es in den Vegetationspunkten erhalten bleibt, oder sie bilden sich an Stellen aus, welche schon mehr oder weniger in ihrer definitiven Ausbildung fortgeschritten sind. Die jüngsten Blätter und Zweige gehen unmittelbar aus dem jugendlichen Gewebe der Vegetationspunkte hervor, nicht so die jungen Wurzeln, welche oft weitab vom Vegetationskegel ihrer Mutterwurzel auftreten, da, wo schon eine deutliche Differenzirung der umgebenden Gewebe stattgefunden hat.

Auch Zweige und Blätter sind bei ihrer Entstehung nicht ausschliesslich auf die genannten Herde embryonalen Gewebes angewiesen, sie können sich in aussergewöhnlichen Fällen auch aus fertigen, älteren Gewebetheilen entwickeln, die dann durch Plasmafüllung und Theilungen nachträglich wieder embryonalen Charakter annehmen. Für gewöhnlich entstehen sie aber gleich aus den Vegetationspunkten und man hat deshalb alle Organe, welche an anderen als den gewohnten Stellen entspringen, als blos beigefügte, „adventive", bezeichnet.

Die Art der **Organbildung an den Vegetationspunkten** ist bereits im morphologischen Theil dieses Buches (p. 125 u. ff.) behandelt worden. Es mag nur noch einmal darauf hingewiesen werden, dass sich die jungen Organe in acropetaler Reihenfolge ausbilden, dass die jüngsten der Spitze zunächst auftreten und die davon entfernteren daher die älteren sind. Bei dem ausgesprochenen Gipfelwachsthum der Achsen ist diese Entstehungsweise die natürlichste; trotzdem sind auch einzelne Fälle bekannt, wo junge Organanlagen entfernt von der Vegetationsspitze, zwischen schon älteren, aus dem Meristem hervorkommen. (Ein Theil der Blüthenanlagen auf dem Kolben von Typha.) — Der Ort, an welchem die neu entstehenden Organhöcker sich bilden, und die Anzahl, in welcher dieselben entstehen, sind in erster Linie abhängig von inneren erblichen Dispositionen. Aeussere Einwirkungen sind nur bis zu einem gewissen Grade im Stande in diese Verhältnisse einzugreifen; so hat man erkannt, dass der verfügbare Raum und der nachträglich hinzukommende gegenseitige Druck der Organe am Vegetationskegel wie auch Torsionen der Achse mitbestimmend einwirken bei der Anordnung derselben auf der Mutterachse (vgl. p. 31). Der Einfluss anderer Factoren, welcher sich zum Theil im späteren Wachsthum der Gewebe maassgebend geltend macht, wie der von Licht, Schwerkraft und stofflichen Reizen, kommt für die embryonalen Gestaltungen nur wenig in Betracht. Doch weiss man, dass die erste Theilwand der keimenden Sporen von Marsilia von der Richtung der Schwerkraft bestimmt wird und dass die Richtung der ersten Wand (wie auch der Kerntheilung vorher) in den Sporen von Equisetum durch die Lage der Lichtquelle gegeben ist.

Bei den **Adventivbildungen** tritt dagegen der Einfluss äusserer Einwirkungen oft sehr scharf hervor. Als Beispiele für denselben sei auf die Kletterwurzeln des Epheus und anderer Wurzelkletterer hingewiesen; diese entstehen nur auf der dunklen beschatteten Seite der Klettersprosse. Bei der Alge Caulerpa bilden sich neue blattartige Organe nur auf der belichteten Seite des Mutterorgans. — Der Einfluss der Schwerkraft ist es andererseits, welcher die Enstehung der Wurzeln auf der Unterseite unterirdischer Rhizome fördert und welcher dahin wirkt, dass Sprossvegetationspunkte nur auf der Oberseite der Knollen von Thladiantha dubia oder dass neue Zweige vorzugsweise auf der Oberseite schräg wachsender Baumäste entspringen. Der Reiz der Berührung bestimmt die Anlage und den Entstehungsort der Haustorien von Cuscuta (p. 177). An Farn-Prothallien werden die Geschlechtsorgane stets auf der vom Lichte abgekehrten Seite angelegt, bei normaler Beleuchtung also unten, bei künstlicher Beleuchtung von unten jedoch auf der Oberseite.

Starke einseitige Beleuchtung, sowie der Schwerkraftsreiz und der fördernde Einfluss feuchter Luft bewirken es, dass die Wurzelhaare aus der Unterseite der Brutknospen von Marchantien hervorwachsen und das einseitige Licht veranlasst nachträglich eine durchaus verschiedene anatomische Ausbildung ihrer ursprünglich ganz gleich gebauten beiden Seiten.

Manche Adventivbildungen werden durch bestimmte äussere Einwirkungen erst hervorgerufen, wie beispielsweise die Gallen durch thierische Stiche und die Ausscheidungen thierischer Eier und Larven (vgl. p. 130).

Die Entstehung von Adventivbildungen wird ganz besonders gefördert durch die Verstümmelung von Pflanzen. Es werden dabei Neubildungen an Orten hervorgerufen, an denen bei der unverletzten Pflanze solche niemals entstanden wären. Bei den Pelargonien, beim Oleander, bei der Weide und sehr vielen anderen Pflanzen hat man es in der Hand, an den Sprossen überall da Wurzeln entstehen zu lassen, wo man jene abschneidet. Bei anderen Pflanzen sind es von vornherein bevorzugte Stellen, wie die älteren Knoten, an denen sich unter diesen Umständen Wurzeln entwickeln. Ebenso können auch neue Sprosse angelegt werden, wenn bei der Verstümmelung solche zerstört wurden. Bei den Neubildungen an verstümmelten Pflanzenkörpern zeigt es sich nämlich, dass gerade diejenigen Organe neu entstehen oder doch vorzugsweise neu entstehen, die der Pflanze genommen worden sind. Wurzellose Zweige bilden vor allem neue Wurzeln; ihrer Sprosse beraubte Wurzeln und Wurzelstöcke bilden vor Allem neue Sprosse aus. Hier tritt uns also ganz besonders auffällig eine innere Wechselwirkung in dem gestaltenden Wachsthum der Organe entgegen, die man als Wachsthumscorrelation bezeichnet.

Auch bei der normalen Organbildung unverletzter Pflanzen spielen Wachsthums-Correlationen eine grosse Rolle. Diese bedingen es, dass die Knospenhüllblätter in Gestalt von Schuppen und nicht als ausgebildete Laubblätter entwickelt werden, denn es gelang Göbel durch künstliche Eingriffe, wie z. B. durch zeitige Entlaubung des Muttertriebes bei Aesculus, Acer, Syringa, Quercus, oder durch Entgipfelung bei Prunus Padus, an der Stelle der Schuppen die Bildung normaler Laubblätter zu veranlassen. — Wenn nach vollzogener Befruchtung mit der Ausbildung des Embryos sich kräftige Wachsthumsvorgänge in der Samenanlage, in der Frucht und den Fruchthüllen vollziehen, so liegt auch hier wieder eine Correlationserscheinung vor, denn falls die Befruchtung der Eizelle ausbleibt, unterbleiben auch alle jene Veränderungen, welche aus der Blüthe eine reife Frucht hervorgehen lassen; es tritt vielmehr eine andere correlative Wirkung auf, welche zur Abstossung des ganzen nun nutzlosen Organs führt. Gewisse Pflanzen, zumal solche, welche schon lange in der Cultur des Menschen stehen, können hier freilich eine Ausnahme machen; bei manchen Varietäten von Bananen, bei der echten kernlosen Mandarine, und den als Sultaninen bezeichneten Rosinen u. a. unterbleibt die Bildung keimfähiger Samen, aber trotzdem entwickeln sich die Fruchthüllen kräftig. Der Anstoss zu dieser Entwicklung muss allerdings auch hier entweder von der blossen Bestäubung der Narbe oder doch von der Befruchtung der vorhandenen Samenanlagen ausgehen, welch' letztere dann aber früher oder später verkümmern ohne der Fruchtentwicklung Eintrag zu thun. In ganz seltenen Ausnahmefällen entwickeln sich sogen. „taube" Früchte aber auch ganz ohne äusseren Anstoss (Feige). — Correlationsvorgänge regeln auch die Ausbildung von Leitbahnen im Pflanzenkörper, greifen also auch in die anatomische Entwicklung ein: Aus diesen wenigen Hinweisen ist bereits zu ersehen, wie Wachsthumscorrelationen auch im normalen Lebensgang der Pflanzen auf die mannigfaltigsten Lebenserscheinungen einwirken und wie von ihnen die harmonische Ausbildung und die Functionen der einzelnen Glieder des Pflanzenkörpers beherrscht werden.

Als ein besonderer Ausdruck solcher Correlationen zwischen den lebendigen Theilen des Pflanzenkörpers ist die Polarität derselben zu betrachten, die zumal in Stamm- und Wurzelgliedern stark ausgeprägt ist und dadurch zu sichtbarer Geltung kommt, dass jedes Theilstück eines Stengels scheitelwärts neue Sprosse,

grundwärts aber neue Wurzeln erzeugt, während Theilstücke von Wurzeln an dem scheitelwärts sehenden Ende neue Wurzeln, an dem stammwärts gelegenen Ende neue Sprosse bilden.

Auf diese Weise erhält ein abgetrenntes Stengelstück naturgemäss neue Wurzeln an seinem „Wurzelpol", eine verletzte Wurzel neue Sprosse an ihrem „Sprosspol". Dieser besonders von VÖCHTING und SACHS studirte polare Gegensatz macht sich in allen Theilstücken von Wurzeln und Stengeln (Stämmen) bemerkbar; er ist insofern mit dem Verhalten magnetischer Polarität vergleichbar, als auch an jedem Theilstück eines Magneten, wo immer es demselben entnommen wird, der Gegensatz von Nordpol und Südpol erhalten bleibt. Ungleichnamige Pole einer Pflanze sind leicht zum Verwachsen zu bringen, gleichnamige verwachsen nicht oder schwieriger, und ihre Verbindung trägt dann dauernd einen kränklichen oder schadhaften Charakter. Bei derartigen Verwachsungsversuchen hat VÖCHTING auch eine radiale Polarität im Stamm- und Wurzelgewebe erkannt, insofern Stamm- oder Wurzelstücke, die seitlich in Ausschnitte gleicher Organe eingefügt werden, gut einheilen, falls ihre Aussenseite nach Aussen gerichtet ist, während eine Verwachsung mit dem umgebenden Gewebe nicht erfolgt, wenn diese Orientirung geändert wird. — Blätter nehmen in ihrem polaren Verhalten insoweit eine Sonderstellung ein, als sie bei Neubildungen überhaupt nicht organisch in die Neubildungen eingeschaltet werden. An dem basalen Ende eines Blattes entsteht vielmehr eine völlig neue Pflanze mit Wurzeln, Stengeln und neuen Blättern, während das regenerirende Blatt selbst abstirbt. Von besonderem Interesse ist es, die Wirkung äusserer Einflüsse auf den Ort der Neuanlagen zu beobachten, wenn sie in Widerstreit mit den inneren Dispositionen gerathen. Da ist nun das Verhalten verschiedener Pflanzenarten ganz verschieden. Bei den einen überwiegen die inneren Factoren, d. h. die Neubildungen treten unabhängig von äusseren Einwirkungen auf. Bei anderen überwiegen dagegen momentane äussere Einflüsse, die innere Disposition macht sich aber oft noch lange durch Störungen geltend, wenn ihr ein Zwang angethan wurde; die so entstandene Bildung ist dann auf die Dauer doch nicht lebenskräftig. Ein umgekehrt, d. h. mit dem Sprosspol in die Erde gepflanzter Weiden-Zweig treibt hier wohl Wurzeln, und am Wurzelpol, wenn auch nur widerwillig, Sprosse; diese oberen Sprosse gehen aber in der Regel bald ein und werden durch andere, unten am Sprosspol, dicht über den Wurzeln, neu entstandene kräftige Triebe ersetzt. Nur durch sorgfältige Unterdrückung solcher nachträglich am Sprosspol hervorkommender Triebe gelingt es, die oberen, am Wurzelpol entstandenen Sprosse am Leben zu erhalten. Bei den sogen. Trauerformen der Bäume wird durch die Einwirkung der Schwerkraft die Bildung von Seitenzweigen an der oberen Biegung der hängenden Aeste gefördert; die innere Polarität lässt sie dort aber nicht zu kräftiger Entwicklung kommen und veranlasst bald wieder ihr Eingehen. In der Reben- und Obstzucht finden diese Beziehungen absichtliche Verwerthung, indem durch Verbiegung der Rebe („Bogrebe") oder der Aeste von Spalierbäumchen auf die Bildung kurzlebiger blüthentragender Seitensprosse hingewirkt wird. Bei den polar gebauten, sonst aber sehr einfach organisirten Siphoneen (p. 283 ff.) hat man hingegen beobachtet, dass die innere Polarität der Thallusglieder durch äussere Einflüsse verhältnissmässig leicht umgewandelt werden kann. Bei Bryopsis genügt zuweilen die blosse Umkehrung aufrecht gewachsener Sprosse, um den früheren Gipfeltheil sich in einen Wurzelschlauch verwandeln, in den Boden eindringen und mit Sandkörnchen verwachsen zu sehen. Bei höheren Pflanzen dagegen ist eine solche Wandelbarkeit in der Regel nicht zu beobachten; nur bei der Orchidee Neottia und bei einzelnen Farnen (Platycerium, Asplenium esculentum) hat man beobachtet, dass einzelne Wurzelvegetationspunkte sich, jedoch aus innerer Disposition, zu stammbildenden Vegetationskegeln umwandeln können.

Die correlativen Wachsthumsvorgänge, die sich bei der Neubildung von

Organen geltend machen, haben eine hohe praktische Bedeutung für die Gärtnerei, denn die künstliche Vermehrung und die Veredelung von Pflanzen sind ganz auf dieselben gegründet.

Bei der künstlichen Vermehrung werden abgetrennte Theile von Pflanzen benutzt, um aus denselben wieder vollständige Pflanzen zu erzielen. Das gelingt bei manchen Pflanzen sehr leicht, bei anderen ist es schwieriger oder überhaupt nicht möglich. Das beliebteste und am leichtesten zum Ziele führende Verfahren ist die Fortpflanzung durch Stecklinge, d. h. das Einsetzen abgeschnittener Zweige in Wasser, Sand oder Erde, wo sie sich bewurzeln (Pelargonien, Tradescantien, Fuchsien, Weiden u. s. w.). Manche Pflanzen sind befähigt, schon aus einzelnen Blättern oder Blattstücken junge Pflänzchen entstehen zu lassen; auf diesem Wege werden hauptsächlich die Schiefblätter (Begonien) vermehrt. Die jungen Pflänzchen entstehen am unteren Ende des Blattstiels, an der Ansatzstelle der Spreite, oder aus Blattrippen, besonders wenn dieselben künstlich gebrochen oder durchschnitten werden. Die Fähigkeit, Adventivknospen und junge Pflänzchen zu bilden, besitzen die Blätter gewisser Pflanzen auch dann, wenn sie im Zusammenhang mit ihrer Mutterpflanze bleiben (vgl. die vegetative Vermehrung p. 244). Auch aus Wurzeln und Wurzelstücken ist es möglich, einzelne Pflanzen zu vermehren; ein Beispiel dafür bietet die Brechwurzel (Ipecacuanha), deren zerhackte Wurzelstücke wie Samen gesät werden. Auch einheimische Unkräuter, wie der Löwenzahn und andere, besitzen diese Fähigkeit zum Aerger des Landwirths nur in zu hohem Grade.

Bei der Veredelung werden abgetrennte knospentragende Theile einer Kulturpflanze nicht zu selbständigen neuen Pflanzen gemacht, sondern auf einen anderen Pflanzenkörper (den Wildling) übertragen und zum Verwachsen mit demselben gebracht. Beide Theile treten schon bei der blossen innigen Berührung in Correlation, denn dasselbe Zweigstück, welches sich, in Erde gepflanzt, am unteren Ende bewurzelt hätte, bildet, auf das abgestutzte Ende des Wildlings aufgesetzt, keine Wurzeln, sondern verwächst mit demselben zu einer physiologischen Einheit. Es adoptirt die Wurzeln des Wildlings, wie dieser die Gipfelknospen des Edelreises adoptirt, ohne zur Bildung eigener Neuanlagen zu schreiten. Die Verwachsung erfolgt mit Hülfe eines an beiden Pflanzentheilen entstehenden Wundgewebes, des sogen. Callus (vgl. p. 121). Gefässe und Siebröhren bilden sich nachträglich in dem Callus aus und verbinden die gleichartig functionirenden Elemente in den beiden Stücken. Derartige organische Verwachsungen sind aber nur innerhalb engerer Verwandtschaft möglich. So lassen sich die zu den Amygdalaceen gehörigen Obstbäume leicht verbinden, also Pfirsich, Mandel, Aprikose, Zwetsche, Mirabelle, Pflaumen und Schlehe unter einander, ebenso die Pomaceen Apfel und Quitte, nicht aber Apfel mit Pflaume oder gar mit Eiche u. dergl.

Wildling und Edelreis führen trotz der eingegangenen Lebensgemeinschaft und functionellen Ergänzung ein in morphologisch-anatomischer Hinsicht selbständiges, unabhängiges Dasein. Die Gattungs-, Species- oder Spielartcharaktere im Bau und der Beschaffenheit der Gewebe, im Dickenzuwachs u. s. w. bleiben in beiden getrennt erhalten, was man sehr deutlich noch bis in das späteste Alter an der Verwachsungsstelle sieht, wenn die beiden verbundenen Theile verschiedenes Dickenwachsthum oder verschiedenartige Borkenbildung besitzen. In ganz seltenen Fällen will man aber eine gegenseitige morphologische Beeinflussung festgestellt haben (Pfropfhybride). — In der gärtnerischen Praxis haben sich verschiedene Methoden für die Verbindung der Pflanzentheile bei der Veredelung herausgebildet, von denen hier nur die wichtigsten erwähnt sein mögen.

Das Copuliren ist die Verbindung eines Edelreises mit dem jugendlichen, etwa gleich stark entwickelten Wildling. Mit schrägem, glattem Schnitt werden

beide gestutzt, auf einander gepasst und die Verbindungsstelle wasser- und pilzdicht mit Baumwachs nach aussen abgeschlossen (Fig. 193 II).

Das Pfropfen ist die Einfügung schwächerer Edelreiser in den stärkeren Wildling. In den abgestutzten Stamm des Wildlings werden meist mehrere Edelreiser eingesetzt. Es wird dabei beachtet, dass wenigstens stellenweise die Cambialregionen der zu verbindenden Theile auf einander stossen, dass also Rinde auf Rinde trifft. Man pfropft im Uebrigen entweder in den Spalt, indem man das abgestutzte Ende des Wildlings längs spaltet und die passend zugeschnittenen Edelreiser peripherisch einsetzt, oder man pfropft in die Rinde oder in die Seite. Bei dem Pfropfen in die Rinde wird das flach zugeschnittene Edelreis zwischen die durch einen Längsspalt klaffend gemachte Rinde und den Splint eingeschoben (Fig. 193 I). Bei dem Pfropfen in die Seite werden die Edelreiser, passend zugeschnitten, in seitliche Einkerbungen des Wildlings von aussen eingekeilt.

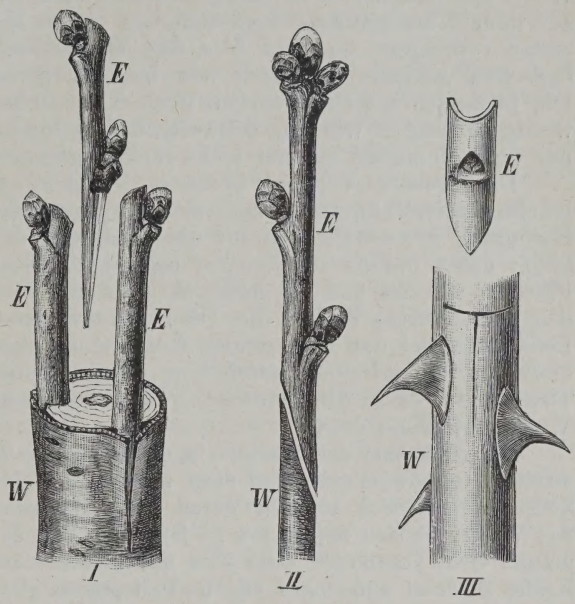

Fig. 193. Verschiedene Veredelungsweisen. *I* Pfropfen. *II* Copuliren. *III* Oculiren. In allen Figuren bedeutet *W* den Wildling, *E* das Edelreis bezw. Edelauge.

Eine besondere Art des Pfropfens ist das Oculiren (Fig. 193 III); dabei wird nicht ein Zweigstück, sondern eine Knospe (ein „Auge") unter die Rinde des Wildlings eingeschoben. Das Edelauge bleibt im Zusammenhang mit einem schildförmigen Rindenstück, das sich leicht vom Splint ablöst, wenn die Pflanzen im Saft sind. Durch einen Tförmigen Schnitt wird dann die Rinde des Wildlings gelockert, das Rindenschild des Edelauges eingeschoben und das Ganze dicht abgeschlossen. Unter Umständen trennt man mit dem Rindenschild auch etwas Holz mit ab (Oculiren mit beholztem Schild). Auf das „treibende Auge" oculirt man im Frühjahr, auf das „schlafende", erst im nächsten Jahr austreibende Auge, im Sommer. Das Oculiren wird besonders zur Veredelung der Rosen, aber auch der Obstbäume u. a. angewandt.

Die Phase der Streckung.

Um in Function treten zu können, müssen die embryonalen Anlagen sich entfalten, vergrössern und specifisch ausbilden. Ihre Vergrösserung geschieht aber in ganz eigenartiger und höchst haushälterischer, sparsamer Weise. Während die Organe der Thiere durch eine entsprechende Vermehrung ihrer organischen Baustoffe, durch Bildung neuer gleichartiger plasmareicher Zellen an Grösse zunehmen und deshalb für ihre Vergrösserung einer ausserordentlichen Zufuhr und Verarbeitung von Nährstoffen bedürfen, erreichen die Pflanzen ihre hauptsächlichste Grössenentfaltung durch

die Aufnahme von Wasser in ihre Zellen, also durch die Einverleibung einer anorganischen Substanz, welche ihnen reichlich von Aussen geboten wird und nicht erst durch innere Ernährungsthätigkeit geschaffen zu werden braucht. Die Streckung der Pflanzenorgane auf ihre definitive Ausdehnung — wobei sie sich oft auf das Hundert- und Tausendfache vergrössern — kann man daher etwa vergleichen mit der Streckung gewisser thierischer Organe, die vermittels Einpressung von Wasser ansehnlich verlängert werden. Wenn ein Saugfüss'chen eines Seesterns oder Seeigels durch Wasserfüllung aus dem Wassergefässsystem sich von einem Millimeter auf mehrere Centimeter verlängert, so wird hier das Wasser in einer ganz ähnlichen biologischen Aufgabe verwandt wie bei der Streckung der Pflanzenorgane. Die pflanzlichen Zellen wirken nach ihrer embryonalen Fertigstellung zeitweilig sozusagen wie ein Schwellgewebe, dessen Thätigkeit hier allerdings nur eine einmalige ist und nicht rückgängig gemacht werden kann.

Die grossen Vorzüge einer so leicht zu gewinnenden Vergrösserung leuchten sofort ein, wenn man sich vergegenwärtigt, welche Bedeutung die Entfaltung grosser Flächen für die Ernährung der Pflanzen hat: Die Assimilation kann um so ausgiebiger sein, je grösser die beleuchteten grünen Flächen werden und je mehr sie der umgebenden Kohlensäure zugänglich sind; ebenso fördert die Oberflächenvergrösserung der Wurzeln deren Leistungen bei der Ausnutzung des Bodens ganz bedeutend. Es ist also eine von biologisch-öconomischen Gesichtspunkten aus bemerkenswerthe Thatsache, dass die Streckung der Pflanzenorgane vornehmlich durch Wasseraufnahme erfolgt.

Die Aufnahme des Wassers in die lebendigen Zellen erfolgt nicht mit gleichmässiger Geschwindigkeit und nicht mit einem Male wie in poröse Körper. Die Zellen müssen sich zugleich durch echte Wachsthumsvorgänge vergrössern, um das Wasser in sich aufnehmen zu können. Von der jugendlichen und mit Protoplasma dicht angefüllten Zelle wird das Wasser durch Imbibitions- und osmotische Kräfte zunächst aufgesogen und im Protoplasma gleichmässig vertheilt. Bei übergrossem Wasserreichthum des letzteren erfolgt dann aber eine Wasserabsonderung in Vacuolen (vgl. Fig. 50). Da die Flüssigkeit der Vacuolen, wie erwähnt, auch organische und anorganische Stoffe gelöst enthält, so wirken diese Binnensafträume anziehend auf das Wasser der Umgebung und veranlassen die Aufnahme weiterer Wassermengen. Durch diese wird der Saft der Vacuolen zwar zunächst verdünnt und seine Anziehungskraft für Wasser vermindert; jedoch sorgt eine regulatorische Thätigkeit des Plasmas bald wieder für eine entsprechende Vermehrung gelöster Stoffe, so dass trotz fortwährender Verdünnung die Concentration und Anziehungskraft der Lösung immer wieder hergestellt oder sogar noch gesteigert werden kann. Die einzelnen Vacuolentröpfchen fliessen bei der Vergrösserung allmählich zusammen, bilden einen einzigen grossen Saftraum in der Mitte der Zelle, und das Protoplasma bildet dann oft nur noch einen verhältnissmässig dünnen Belag an der stark in die Fläche gewachsenen Zellwand.

Während dieser Vorgänge hat sich das Volumen der Zelle bis auf das Hundertfache und noch viel mehr vergrössert, ohne dass die Masse des Protoplasmas eine merkliche Vermehrung erfahren hätte. Die Kosten der Vergrösserung trägt fast ausschliesslich das Wasser des Saftraumes, welches man zum Unterschied von dem „Nährwasser", dem „Imbibitionswasser" und dem „Constitutionswasser" der Pflanzen als „Schwellwasser" bezeichnen könnte.

Wie man bei einer ganzen Reihe anderer Lebensäusserungen beobachtet, dass sie langsam eingeleitet werden, dann zu einem Maximum ansteigen, um ganz allmählich abnehmend sich zu verlieren, so erfolgt auch die Füllung

der Zellen mit Schwellwasser nicht in gleichmässigen Fortschritten. Auch sie beginnt langsam, wird zu einem Maximalbetrag beschleunigt und sinkt allmählich bis zu völligem Stillstand. Da alle gleichalterigen Zellen eines Organs dieses Ansteigen und Abschwellen der Grössenzunahme etwa zu gleicher Zeit durchmachen, so kommt diese Erscheinung auch im Wachsthum ganzer Organe zum Ausdruck und führt hier zum Auftreten der sogen. grossen Periode des Wachsthums. Kleinere Perioden des Ansteigens und Fallens im Zuwachs treten innerhalb der grossen Periode durch zeitweilige Aenderungen der Temperatur, des Lichts und anderer den Zuwachs beeinflussender Verhältnisse auf.

Dass die grossen Mengen flüssigen Wassers, welche bei der Streckung in die wachsenden Organe eingeführt werden, deren Festigkeit nicht vermindern, sondern im Gegentheil zur Festigung der jungen Gewebe durch den Turgor benutzt werden, ist in einem früheren Capitel gezeigt worden (vgl. p. 137 ff.). Der osmotische Druck des Zellinnern scheint ausserdem aber auch eine wichtige Rolle bei dem Wachsthum der Zellmembran selbst zu spielen. Zellen, in denen der Turgor durch Wasserverlust beim Welken oder bei der Plasmolyse aufgehoben ist, zeigen kein Membranwachsthum mehr, so dass eine gewisse Dehnung der Membranen eine mechanische Vorbedingung für ihr Flächenwachsthum zu sein scheint. Diese Dehnung veranlasst aber keineswegs für sich allein das Wachsen der Membran; die inneren, physiologischen Bedingungen für das Wachsthum derselben liegen in einer vom lebendigen Plasma ausgehenden und von dessen Reizzuständen beherrschten Lebensthätigkeit. Ohne das Zuthun dieser eigentlichen physiologischen Wachsthumsvorgänge tritt auch bei stark gespannten Membranen kein Wachsthum ein; umgekehrt können aber Membranen unter sehr schwacher Turgorspannung ein ergiebiges Flächenwachsthum aufweisen. Eine Proportionalität zwischen Membranspannung und Zuwachs wird man bei dieser Sachlage natürlich nicht erwarten dürfen und aus dem Fehlen derselben nicht auf die völlige Bedeutungslosigkeit der Spannung schliessen dürfen. Die Bedeutung der Turgordehnung für das Membranwachsthum und damit für das Wachsthum überhaupt wird in verschiedener Weise aufgefasst, je nach der Art, wie man sich die Substanzvermehrung der Zellhaut selbst denkt. Seit langer Zeit stehen sich in dieser Hinsicht zwei Meinungen gegenüber. Die eine fasst das Wachsen der Membran als das Resultat der Einlagerung neuer kleinster Membrantheilchen innerhalb der vorhandenen Membransubstanz auf (Intussusception); die andere nimmt an, dass nicht eine Einlagerung gleichartiger Membrantheilchen das Wachsthum bedingt, sondern dass vielmehr plastische (unelastische, daher nicht rückgängig zu machende) Dehnungen der gespannten Membran die Ursache der Flächenvergrösserung seien. Im letzteren Falle würde die wachsende Membran stetig dünner werden und müsste durch Auflagerung (Apposition) neuer Schichten vom Plasma her eine Verstärkung erfahren. Solche Auflagerungen finden aber thatsächlich in vielen Fällen statt. — Es ist eigentlich eine Frage von fast nur theoretischem Interesse, auf welche der gedachten Weisen das Wachsthum der Membranen im einzelnen Falle vor sich geht. Für das Verständniss der wahrnehmbaren Erscheinungen an wachsenden Pflanzen ist die Entscheidung darüber zunächst gleichgültig. Schliessen doch die äusseren Erscheinungen im Allgemeinen weder die eine noch die andere Anschauung aus, so dass eben beide sich fast gleichberechtigt gegenüberstehen können. Nur vereinzelte Fälle sind so weit untersucht, dass man gewisse Anhaltspunkte für den einen oder den anderen Vorgang gewonnen hat, und es geht aus diesen hervor, dass in manchen Fällen nur die Intussusception, in anderen nur die Apposition die beobachteten Erscheinungen zu erklären vermag. Es ist daher wahrscheinlich, dass beiderlei Vorgänge für das Wachsthum von Membranen in Anspruch genommen werden. Für den Vorgang der plastischen Dehnung ist die Nothwendigkeit einer, wenn auch geringen Turgorspan-

nung selbstverständlich; bei Voraussetzung von Intussusception hat man sich mit jener erfahrungsgemässen Vorbedingung des Flächenwachsthums so abgefunden, dass man annahm, die neuen Partikelchen könnten nur dann eingeschoben werden, wenn durch Dehnung der Membran die Räume zwischen den vorhandenen Membrantheilchen erweitert würden.

Nachdem im Vorhergehenden die Streckungsvorgänge an der einzelnen Zelle in ihren wichtigsten Punkten hervorgehoben wurden, sollen nun die Erscheinungen des Gesammtwachsthums an vielzelligen Organen geschildert werden.

Im Allgemeinen wachsen pflanzliche Organe sehr langsam, so langsam, dass man bei kurzer Beobachtungszeit überhaupt kein Wachsthum bemerkt. Nur die Staubfäden mancher Gräser wachsen so rasch, dass man ihre Verlängerung mit blossem Auge noch unmittelbar wahrnehmen kann: Bei den Staubfäden von Triticum (Weizen) ist ein Zuwachs von 1,8 mm in der Minute beobachtet worden, was etwa der Geschwindigkeit des grossen

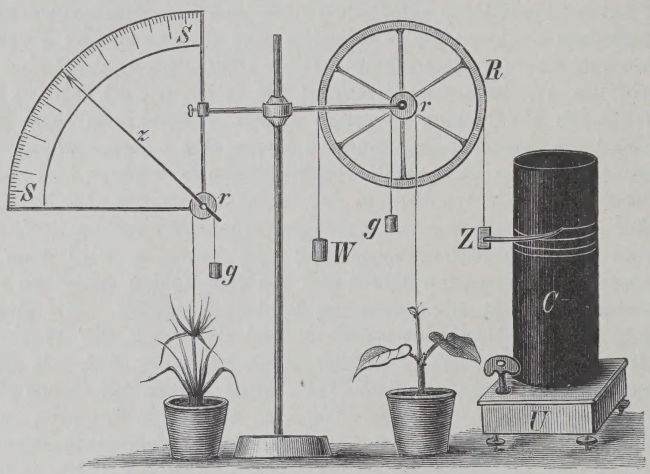

Fig. 194. Wachsthumsmesser (Auxanometer). Links ein einfaches Hebelauxanometer, rechts ein selbstregistrirendes Auxanometer. Nähere Erklärung im Text.

Zeigers einer Taschenuhr entspricht. Selbst die, nach diesen Staubfäden am schnellsten wachsenden Pflanzentheile, nämlich die Blattscheiden der Bananen, stehen mit 1,1 mm, die Bambusschösslinge mit 0,6 mm gegen erstere erheblich zurück; die allermeisten Pflanzen erreichen aber auch unter günstigen Verhältnissen nur einen viel geringeren Zuwachs (0,005 mm und darunter in der Minute).

Um die Zuwachsgrössen der Pflanzen besser messen zu können, bringt man sie in vergrössertem Maassstabe zur Anschauung. Das kann entweder durch das Mikroskop geschehen, welches mit der Vergrösserung des durchmessenen Raumes auch die Geschwindigkeit entsprechend vergrössert. Bei starker mikroskopischer Vergrösserung sieht man z. B. die Spitze rasch wachsender Pilz-Fäden, wie von unsichtbaren Kräften vorwärts geschoben, im Gesichtsfeld fortschreiten. — Die bequemste und bei gröberen Versuchsobjecten deshalb meist benutzte Methode der Messung ist aber die mittels Hebelübertragung. Die darauf beruhenden Apparate werden als Auxanometer bezeichnet. Das Princip der Auxanometer, so

verschieden sie in der Ausführung sonst sein mögen, ist immer die Uebertragung der Zuwachsgrösse auf einen längeren Hebelarm und die dadurch erreichte vergrösserte Darstellung. Figur 194 stellt links ein einfaches Auxanometer, den sogen. „Zeiger am Bogen“ vor, mit welchem der Zuwachs des Blüthenschaftes *B* beobachtet wird. Ein dicht unter der Gipfelknospe befestigter Faden läuft über die kleine Rolle *r* und wird durch das Gewicht *g* gerade nur straff gehalten, ohne einen störenden Zug auf den Schaft auszuüben. *z* ist ein mit der Rolle *r* fest verbundener leichter Zeiger (trockner Grashalm), welcher, etwa 20 Mal so lang als der Halbmesser der Rolle, den jeweiligen Zuwachs des Schaftes zwanzigfach vergrössert an der Scala *S* angiebt. Ein Zuwachs des Schaftes um $^1/_5$ mm hat demnach die Verschiebung der Zeigerspitze um 4 mm zur Folge.

Um die zu bestimmten Zeiten hier nothwendigen Ablesungen zu ersetzen, hat man selbstregistrirende Auxanometer angewandt, deren Construction in Fig. 194 rechts in einfacher Ausführung dargestellt ist. Der grosse Hebelarm wird durch die Radien der grösseren Rolle *R* gebildet, der kleine durch die Radien der kleinen Rolle *r*. Bei der durch den wachsenden Spross erfolgenden Drehung nach links hebt sich ein mit horizontalem Zeiger *Z* versehenes Metallstück, welches durch das Gegengewicht *W* equilibrirt ist. Der horizontale spitze Zeiger berührt rechts eine durch das Uhrwerk *U* in gleichmässige Drehung versetzte Trommel *C*, die mit einem berussten Papier überzogen ist und auf welcher der anliegende Zeiger einen weissen Strich hinterlässt. Dreht sich die Trommel in je einer Stunde einmal herum, dann giebt der senkrechte Abstand zwischen den Zeigerspuren den jeweiligen stündlichen Zuwachs selbstthätig an.

Die grosse Periode, die aus inneren Ursachen beim Wachsthum der Organe in die Erscheinung tritt, kommt auf dem selbstregistrirenden Auxanometer besonders scharf zum Ausdruck in dem allmählichen Auseinanderrücken der zuerst dicht zusammengedrängten Striche und in der späteren Wiederannäherung. Für die Zuwachsgrössen einer Lupinenwurzel fand Strehl beispielsweise in je 24 Stunden in Zehntelmillimetern:

58, 70, 92, 97, 165, **192**, 158, 137, 122, 83, 91, 59, 25, 25, 8, 2, 0.

Desgleichen wurde für das erste Stammglied im Dunkeln beobachtet ein Zuwachs von

8, 9, 11, 12, 35, 43, 41, 50, 51, 52, **65**, 54, 43, 37, 28, 18, 6, 2, 0.

Im Wachsthum einer ganzen Wurzel macht sich aber die grosse Periode, d. h. also die allmähliche Zunahme der Wachsthumsgrösse von Null bis zu einem Maximum und die folgende Wiederabnahme bis zu Null keineswegs so rein geltend, wie in den einzelnen Zellen, da in einer sich verlängernden Wurzel nur eine kleine Strecke thatsächlich im Wachsen begriffen ist. Bei Wurzeln von Landpflanzen erstreckt sich die wachsende Region meist nur über etwa 1 Centimeter von der Spitze ab, manchmal sogar nur über $^1/_2$ Centimeter. In dem ganzen rückwärts liegenden Theil haben die Zellen ihre endgültige Grösse schon erreicht: Die grosse Periode der wachsenden Zellen spielt sich auf der kurzen Endstrecke ab. Sie kommt daher sehr anschaulich zum Ausdruck, wenn man gleiche, kurze Zonen, die aus nahezu gleichaltrigen Zellen bestehen, nahe der Wurzelspitze durch Tuschemarken abgrenzt. Fig. 195 *A* zeigt eine keimende Feldbohne, deren Wurzel an der Spitze in verschieden alte, aber gleich lange Querzonen abgetheilt wurde. Fig. 195 *B* zeigt dieselbe Wurzel nach 22stündigem Wachsen. Die Tuschemarken sind durch das Wachsthum der Zonen aus einander gerückt, aber verschieden weit, je nach Lage bezw. Alter. Die grösste Streckung zeigt die Querzone 3; von da nimmt die Vergrösserung sowohl nach den jüngeren Zonen 2 und 1, wie nach den älteren 4 bis 10 ab. Hierin spricht sich aber nichts Anderes aus, als die grosse Periode des Wachsthums in den verschiedenen Altersstadien der Zellen. Für die Zuwachse millimeterlanger Querzonen einer Wurzel von Vicia Faba fand Sachs:

Querzone:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Zuwachs:	15	58	**82**	**35**	16	13	5	3	2	1	0

in Zehntelmillimetern nach 24 Stunden.

Bei Sprossachsen ist die wachsende Region gewöhnlich viel länger als bei Wurzeln, sie ist meist einige Centimeter lang, erreicht in einzelnen Fällen sogar 50 und mehr Centimeter Länge. Die durch die grosse Periode bedingte Vertheilung des Zuwachses entspricht im Uebrigen in den jungen Theilen unterhalb des Vegetationspunktes ganz derjenigen bei Wurzeln. Auch bei sogen. intercalarem Wachsthum, wobei der Zuwachs nicht an und unter der Spitze, sondern in einer beliebigen Region, meist am Grunde des Organs, erfolgt (Blätter und

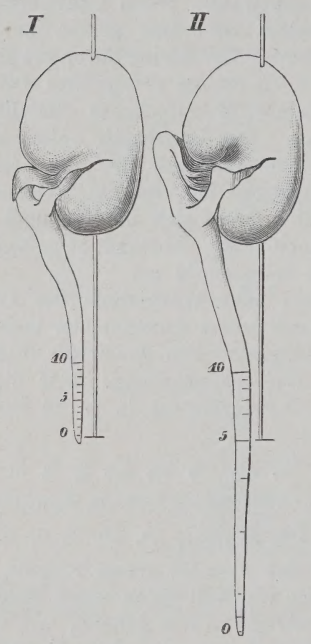

Fig. 195. Die Vertheilung des Zuwachses an der Wurzelspitze einer Feldbohne (Vicia Faba). Bei *A* die Wurzelspitze durch Tuschemarken in 10 gleiche Querzonen von 1 mm getheilt. In *B* dieselbe Wurzel nach 22 Stunden. Die Tuschestriche sind durch ungleiches Wachsthum der Zonen verschieden weit aus einander gerückt. Nach Sachs.

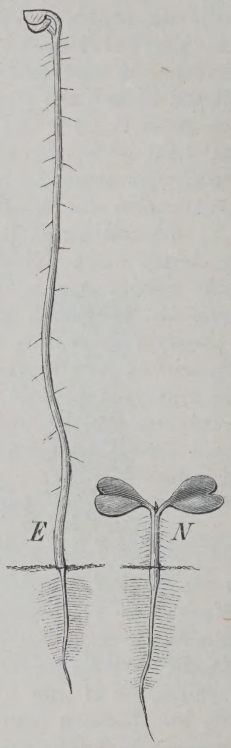

Fig. 196. Zwei gleichalte Keimpflänzchen des weissen Senfs (Sinapis alba). *E* im Dunkeln erwachsen, etiolirt. *N* bei gewöhnlicher Tagesbeleuchtung gewachsen, normal. Die Wurzeln mit Wurzelhaaren.

Blüthenschäfte mancher Monocotylen), tritt die grosse Periode bei der Streckung auf. Die Vertheilung des Wachsthums an einem Spross der Gartenbohne, welcher von der Spitze ab in Querzonen von 3,5 mm getheilt war, ergab nach Sachs in 40 Stunden

in der Querzone:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
die Zuwachse:	20	25	**45**	**65**	**55**	30	18	10	10	5	5	5 Zehntelmillimeter.

Diese periodische Veränderung des Zuwachses tritt also, um es noch einmal hervorzuheben, auch unter constanten äusseren Wachsthumsbedingungen ein, sie ist allein durch innere Ursachen bestimmt.

Aeussere Einwirkungen auf das Wachsthum. In den beschriebenen Verlauf der Streckung greifen aber äussere Factoren oft sehr kräftig ein, indem sie beschleunigend oder hemmend auf den Verlauf der inneren Vorgänge einwirken. Da das Wachsen eine echte Lebensäusserung ist, so wird es von allen jenen Umständen, welche als Reize auf das Protoplasma wirken, auch beeinflusst werden können; da es andererseits eine mechanische Leistung ist, werden auch rein mechanische Momente sich bei demselben geltend machen. Besonders treten in ihrer Einwirkung auf das Wachsthum hervor die Temperatur, das Licht, die Feuchtigkeit und der Sauerstoffgehalt der Umgebung, sowie Zug- und Druckkräfte.

Die Temperatur beeinflusst das Wachsthum derart, dass sowohl die niederen Wärmegrade um 0°, wie auch höhere von 40—50°, dasselbe völlig zum Stillstand bringen. Zwischen jenem Minimum und diesem Maximum der Temperatur, bei welchen das Wachsthum erlischt, liegt als Optimum (vgl. p. 135) der Wärmegrad zwischen 22 und 37° C. Die hier ganz im Allgemeinen angegebenen sogen. Cardinalpunkte der Temperatur schwanken deshalb innerhalb so weiter Grenzen, weil sie sowohl bei verschiedenen Pflanzenarten als auch für Individuen derselben Art verschieden sind. Bei Pflanzen tropischer Klimate kann beispielsweise das Minimum bei + 10° C. liegen, während unsere, oft die Schneedecke durchbrechenden ersten Frühjahrspflanzen ebenso wie die Bewohner der Hochalpen und der polaren Regionen bei Temperaturen wenig über 0° noch kräftig wachsen. Ebenso zeigen Optimum wie Maximum entsprechende Abweichungen bei verschiedenen Pflanzenarten. Das Optimum liegt gewöhnlich nicht in der Mitte zwischen Minimum und Maximum, sondern dem Maximum genähert.

Der Lichteinfluss macht sich in anderer Weise geltend als die Wärmeschwingungen. Das Licht verlangsamt im Allgemeinen das Wachsthum, was am Auffallendsten aus den Beobachtungen an Stengeln und Wurzeln hervorgeht, was aber auch für Blätter gilt, wenn man von krankhaften Wuchsstörungen derselben in dauernder Dunkelheit absieht. Sehr starke Beleuchtung kann das Wachsthum zu völligem Stillstand bringen. Sehr schwache Beleuchtung oder Finsterniss wirkt dagegen zunächst wachsthumsfördernd auf die Organe. Die Wirkung der Dunkelheit auf die Pflanzen zeigt sich aber in verschiedener Weise, je nachdem der Lichtabschluss entweder mit Unterbrechungen nur kurze Zeit dauert, wie bei dem Tag- und Nachtwechsel, oder aber gleichmässig anhält. Lang andauernde Dunkelheit bedingt zumeist ein vom normalen eigenartig abweichendes Wachsthum, indem einzelne Organe eine abnorme Förderung erfahren, andere stark gehemmt werden, so dass das ganze Aussehen einer in anhaltender Finsterniss gewachsenen Pflanze gänzlich fremdartig erscheint. Die Stengel dicotyler Pflanzen findet man im Dunkeln meist unverhältnissmässig verlängert, weichlich und weiss. Die Blattspreiten bleiben meistens klein und verharren lange in der Knospenlage (vgl. Fig. 196, *E*); ihre Farbe ist ein helles Gelb. Derartig aussehende Pflanzen nennt man „etiolirt" oder „vergeilt" (Fig. 196).

Das Kleinbleiben der Blattspreiten und die Verlängerung der Stengel (und Blattstiele) im Dunkeln treten nicht bei allen Pflanzen und nicht unter allen Umständen auf. So bleiben die Stengelglieder gewisser Cacteen im Dunkeln sogar erheblich kürzer als im Hellen; die Blätter der Runkelrübe (Beta) werden im Finstern ebenso gross oder grösser als im Licht, und das gleiche wird unter günstigen Ernährungsverhältnissen auch bei anderen Pflanzen (Kürbis) beobachtet. — Im gedämpften Licht eines Waldes werden die Blätter oft weit grösser als im vollen Tageslicht. Sie sind dann auch im Verhältniss dünner und die in voll beleuchteten Blättern eng an einander schliessenden Palissadenzellen verjüngen sich dabei nach unten trichterförmig,

grosse Hohlräume zwischen sich lassend. So prägt sich der Einfluss der Lichtintensität sogar im inneren Bau solcher „Schattenblätter" aus. Die Blüthen werden im Finstern, falls ihnen die in assimilirenden Blättern erzeugten Bildungsstoffe reichlich zur Verfügung stehen, nach SACHS' Beobachtungen kaum anders als im hellen Sonnenlicht ausgebildet, zuweilen nur blasser in der Farbe. Ist jedoch zugleich die Thätigkeit des grünen Laubes bei Lichtmangel unterdrückt oder geschwächt, dann bilden, wie VÖCHTING fand, viele Pflanzen nur unscheinbare krüppelhafte oder geschlossen bleibende, kleistogame Blüthen (p. 250) aus.

Die Gewebe des Stengels und der Blattstiele sind bei vergeilten Dunkelpflanzen bedeutend wasserreicher und dünnwandiger ausgebildet als bei normalen Lichtpflanzen. Selbst die Wurzeln etiolirter Pflanzen findet man oft schwächer entwickelt. Der Reservestoffvorrath, welcher einer Pflanze im Dunkeln zur Verfügung steht, wird hauptsächlich dazu verwandt, um unter Zuhülfenahme einer ungewöhnlich grossen Menge von Schwellwasser die Achsentheile zu verlängern. Diese Wirkung der Dunkelheit ist aber von grösstem Werthe beim Austreiben junger Pflanzentheile aus unterirdischen Knollen, Rhizomen und Samen. Die jungen Sprosse werden auf diese Weise rasch an's Licht gebracht und zu selbständiger Ernährung befähigt. Der Nutzen dieser Einrichtung tritt auch besonders da hervor, wo es die Blätter selbst sind, welche durch ihr Längenwachsthum das Licht erreichen müssen. Diese Aufgabe fällt insbesondere den Blättern monocotyler Pflanzen zu, welche aus Zwiebeln und Rhizomen hervorspriessen; sie verhalten sich wie die Stengel dicotyler Gewächse, indem sie im Dunkeln eine abnorme Länge erreichen.

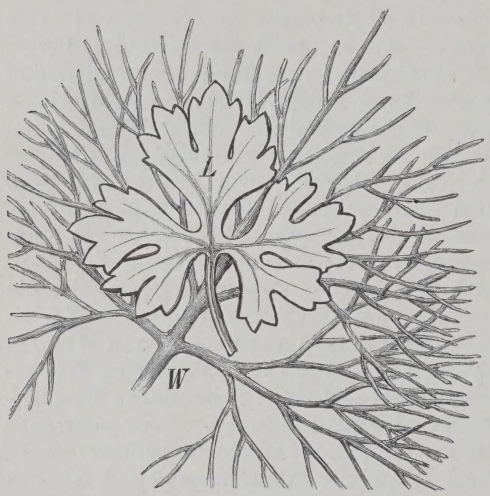

Fig. 197. Zwei Blätter eines Wasserhahnenfusses (Ranunculus Purshii). In der Mitte oben *L* ein Luftblatt, darunter ein zerschlitztes Wasserblatt *W*. Combinirt nach GOEBEL.

Aus den mitgetheilten Erfahrungen wäre zu schliessen, dass das Wachsthum der Pflanzen des Nachts stärker als Tags über sein müsse. Dies trifft in der That zu, falls die sonstigen, das Wachsen beeinflussenden Umstände annähernd gleich bleiben. Starke Temperaturerniedrigung während der Nacht u. a. m. kann aber einen Vorsprung zu Gunsten des Tageszuwachses bewirken.

Wie bei der Assimilation die Strahlen verschiedener Wellenlänge und Brechbarkeit verschiedene Wirksamkeit besitzen, so ist es auch bei den hier beschriebenen Erscheinungen keineswegs gleichgültig, welche Lichtfarbe auf die Pflanze einwirkt. Bei dem Wachsthum sind es aber die stärker brechbaren, die sogen. chemischen Strahlen, welche die Lichtwirkungen bedingen; die rothgelbe Seite des Spectrums wirkt auf viele Pflanzen wie Dunkelheit.

Die Feuchtigkeit der Umgebung beeinflusst das Wachsthum auf doppelte Weise, sowohl als Reiz, wie auch durch Begünstigung des Turgors bei der verminderten Transpiration.

An feuchten Standorten sind die Pflanzen daher meist grösser als auf trocknen Plätzen, ja sie weichen oft im ganzen Habitus von jenen ab. Von besonderer Wirkung auf die Gestaltung erweist sich aber häufig die directe Berührung mit Wasser. Amphibische Pflanzen, d. h. solche, welche befähigt sind sowohl auf dem Lande wie im Wasser zu leben, entwickeln im Wasser oft ganz andere Formen als in der Luft. Dies tritt zumal in der Ausbildung der Blätter hervor, welche im Wasser häufig schmal oder fein zerschlitzt, an der Luft aber mit breiter Spreite ausgebildet werden. Fig. 197 veranschaulicht diesen Unterschied an den Blättern eines Wasserranunkels (R. Purshii). Aber auch Blattstiele und Internodien zeigen im Wasser oft eine andere Ausbildung als in der Luft, und es erinnert ihr Verhalten im Wasser an die Ueberverlängerung im Finstern. Das ist besonders der Fall bei untergetauchten Wasserpflanzen, deren Organe an die Wasseroberfläche gebracht werden müssen (Keimstengel und Blattstiele von Trapa natans, Stengel von Hippuris, Blattstiele von Nymphaea, Nuphar, Hydrocharis). Diese Pflanzentheile sind durch die starke Verlängerung unter Wasser in den Stand gesetzt, ihre Länge der Höhe des über ihnen stehenden Wasserspiegels anzupassen, in flachem Wasser kurz zu bleiben, in tiefem sehr lang zu werden. Der Druck der Wassersäule auf das emporkommende Organende sowie der Mangel an gasförmiger Sauerstoffumgebung scheinen in diesen Fällen als regulirende Reize in das Wachsthum einzugreifen.

Dass freier Sauerstoff von der grössten Bedeutung für das Wachsthum ist, wurde bereits (p. 186) bei der Athmung erwähnt. Ohne gasförmigen oder gelösten freien Sauerstoff in der Umgebung steht das Wachsthum völlig still.

Mechanische Einwirkungen. Druck und Zug wirken in zweierlei Weise auf das Wachsthum, einmal rein mechanisch, ausserdem aber auch als Reiz. Mechanische Widerstände verlangsamen zwar zunächst das Wachsthum, reizen dann aber, wie PFEFFER fand, das Plasma zu einer Entspannung der elastischen Zellmembran, manchmal auch noch zu einer Erhöhung des Turgors. Durch die Entspannung der Haut wirkt der Turgor in erhöhtem Maasse auf das Hinderniss ein. Ist dasselbe nicht zu überwinden, so veranlasst die plastische Nachgiebigkeit der Membranen ein enges Anschmiegen an dasselbe; Wurzeln und Wurzelhaare, die in enge oder flache Hohlräume eindringen, füllen dieselben daher oft so vollkommen aus, als ob sie als flüssige Masse hineingegossen worden wären. — Von einem starken mechanischen Zug sollte man als physikalische Leistung erwarten, dass er durch Unterstützung und Förderung der Turgordehnung das Längenwachsthum beschleunige. Die entscheidende Rolle des Plasmas bei den Wachsthumsvorgängen tritt aber auch hier insofern wieder recht deutlich zu Tage, als mechanische Zugkräfte nach HEGLER zunächst geradezu eine Verzögerung des Wachsthums zur Folge haben können (ausser im Maximum der grossen Periode). Der elastische Widerstand und die Festigkeit der Membranen werden unter der Zugwirkung erhöht, ja es kann sogar durch Zugkräfte die Ausbildung von Collenchym und Sclerenchym an Orten veranlasst werden, wo sie ohne die Zerrung nicht entstanden wären.

Die innere Ausbildung der Organe.

Die innere Ausbildung der Organe wird erst dann vollendet, wenn dieselben nach der Streckung ihre endgültige Grösse erreicht haben; dann erst werden sie für die Ausübung ihrer specifischen Functionen völlig in Stand gesetzt. Die verbreitetsten Vorgänge dabei sind die Verschmelzungen (Fusionen) von Zellräumen unter einander und Verdickungen der Zellmembranen, welche oft in eigenartigster Form und Vertheilung auftreten (p. 64 ff.).

Bei Pflanzen, welche für eine längere Lebensdauer eingerichtet sind, folgt auf das Längenwachsthum häufig noch ein Wachsen in die Dicke (p. 101 ff.).

Entwicklungsperioden und Lebensdauer. Continuität der embryonalen Substanz.

Durch den Wechsel der Tages- und Jahreszeiten ist für das Pflanzenreich eine periodisch wiederkehrende Aenderung in maassgebenden äusseren Einwirkungen, vor Allem im Licht und der Temperatur gegeben. Es ist daher natürlich, dass jenen wiederkehrenden Aenderungen periodische Schwankungen im Wachsthum der Pflanzen entsprechen. Merkwürdiger Weise geben diese Schwankungen aber nicht nur passiv den jeweiligen äusseren Einwirkungen nach; die Lebensvorgänge im Innern der Pflanze eignen sich vielmehr mit der Zeit die gewohnte Periodicität dergestalt an, dass sie dieselbe auch ganz unabhängig vom äusseren Wechsel, ja diesem entgegen, kürzere oder längere Zeit beibehalten können. Die nächtliche Steigerung des Wachsthums, welche sich besonders nach Mitternacht durch ein Ansteigen der Wachsthumscurve geltend macht, und die, besonders nach der Mittagszeit eintretende Verzögerung am Tage, kann sich beispielsweise noch lange Zeit in andauernder Finsterniss und bei constanter Temperatur erhalten. So beobachtete man, dass Helianthus tuberosus unter solchen Umständen zwei Wochen lang die Tagesperiode regelmässig anzeigte. Es ist das nur ein Beispiel von räthselhafter Nachwirkung, deren Erscheinungen uns im nächsten Abschnitte noch öfter begegnen werden.

Tiefer eingreifend in das Leben der Pflanzen ist der Wechsel der Jahreszeiten, der den meisten Pflanzen unserer Zone eine ausgesprochene Winterruhe aufgenöthigt hat. Es ist dies freilich keine absolute Ruhe, denn wenn auch die äusserlich sichtbaren Entwickelungs- und Wachsthumsvorgänge stillstehen, so ruhen die allerdings verlangsamten inneren Lebensprocesse doch keineswegs ganz.

Die durch den klimatischen Wechsel hervorgerufene Jahresperiode, welche im Laubfall während des Spätsommers und im Ausschlagen neuer Triebe und Blätter im Frühjahr besonders auffällig zum Ausdruck gelangt, hat sich dem Lebensgang unserer Bäume und Sträucher so fest eingeprägt, dass dieselben auch in tropischen Gegenden, wo andere Pflanzen unter dem Einfluss gleichmässiger günstiger Verhältnisse zum Theil das ganze Jahr durch grünen, blühen und fruchten, ihr Laub abwerfen und eine, wenn auch kürzere Zeit der Ruhe durchmachen. Eichen und Buchen sind so fest eingelebt in diesen Wechsel, dass sie niemals davon abgehen; andere Bäume aber gewöhnen sich allmählich an die neuen Verhältnisse, wie beispielsweise Kirsche und Pfirsich, die auf Ceylon zu immergrünen Bäumen geworden sind. Die Pfirsiche sollen sogar, wie berichtet wird, das ganze Jahr über gleichmässig neue Blüthen und Früchte tragen, während der Kirschbaum gleich vielen anderen unserer Obstbäume im tropischen Klima überhaupt nicht mehr blüht. Das Einleben in die Jahresperiode ist auch die Ursache, dass es bei vielen Pflanzen nicht oder nur schwer gelingt, sie vorzeitig durch Wärme zum Austreiben zu veranlassen. Das Verhalten verschiedener Arten ist aber auch hierin wieder verschieden; im Allgemeinen eignen sich diejenigen am besten zum künstlichen Frühtreiben, welche, wie die Hyacinthe, der Crocus, die Tulpe, Syringe und Cornus mas ohnedies zeitig im Frühjahr austreiben. Dass dabei die inneren Lebensvorgänge durch die künstliche Wärme nicht in gleicher Weise wie die Streckung gefördert werden, erkennt man aber an dem abnormen Aussehen vieler künstlich getriebener Pflanzen, deren Blätter oder Blüthen nicht zu voller Entfaltung und Lebensfähigkeit kommen wollen. (Bei sehr warm getriebenen Maiglöckchen erscheinen die Blüthen z. B. vor den Blättern.)

Niedere Temperaturen, besonders Frost, fördern oft die vorbereitenden Lebensvorgänge in der Ruheperiode, was sich an der beschleunigten Umwandlung der Reservestoffe und am beschleunigten Austreiben im Frühjahr feststellen lässt.

Der Winter ist jedoch nicht für alle unsere Pflanzen die Zeit des Rastens in der Entwickelung, denn es giebt Flechten und Moose, welche gerade während der frostfreien Wintertage ihre besten Vegetationsbedingungen finden, im Sommer dagegen wenig oder gar nicht wachsen. Etwas Aehnliches liegt bei unseren Frühjahrspflanzen vor, die ja auch nicht während des warmen Sommers den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreichen, sondern nach den wetterwendischen Tagen des März und April meist wieder verschwinden und ihre lange Ruhezeit bereits antreten, wenn die Sommerflora erst erwacht.

In denjenigen heissen Landstrichen, in welchen eine regenlose und eine regenreiche Zeit abwechseln, ist die trockene Jahreszeit, wie bei uns die kalte, im Allgemeinen die Zeit der Vegetationsruhe.

Die Lebensdauer. Theils von inneren, theils von äusseren Umständen abhängig verläuft die den Entwickelungsgang einer Pflanze von der Keimung bis zum Absterben umfassende Lebensperiode. Bei niederen pflanzlichen Organismen, Algen und Pilzen, kann sich der ganze Lebenslauf innerhalb weniger Tage, ja sogar weniger Stunden abspielen; bei krautigen höheren Pflanzen ist er oft in wenigen Wochen beendet. Ausdauernde Stauden, sowie die Sträucher und Bäume erreichen unter günstigen Umständen aber ein Alter von Tausenden von Jahren.

Bei manchen Pflanzen tritt mit der Ausbildung der Samen ein Abschluss des Entwickelungsganges und eine Erschöpfung ein, welche den Tod aus inneren Ursachen bedingt. Einen solchen organischen Abschluss der Lebensperiode finden wir bei unseren einjährigen Sommergewächsen; er tritt aber auch bei Pflanzen auf, die sich zwei und mehr Jahre auf die Fruchtbildung vorbereiten. Dies ist der Fall bei unseren zweijährigen Gewächsen, aber auch bei der 10—40jährigen Agave, die nach der Ausbildung ihres stattlichen Fruchtstandes erschöpft zu Grunde geht, oder bei manchen Palmen. Bei Pflanzen dagegen, welche auch während des Blühens und Fruchtens einen Theil der gebildeten organischen Substanz als Reservestoffe ablagern und neben den Fortpflanzungsorganen neue Vegetationspunkte bilden, tritt ein organischer Abschluss des Lebens mit der Samenbildung nicht ein. Solche Pflanzen tragen daher die Möglichkeit einer unbegrenzten Lebensdauer in sich. Die Dauer ihres Fortbestehens wird meist durch äussere Umstände bestimmt: Zerstörung durch Parasiten und andere Feinde, Nahrungsmangel, Windbruch u. dergl. setzen dem Leben dieser Pflanzen gewaltsam ein Ziel.

Am besten bekannt oder abgeschätzt ist das Alter von Bäumen, über deren Anpflanzung zum Theil geschichtliche Daten vorliegen, während das Alter anderer Bäume oft Jahrhunderte weit über die geschichtliche Zeit zurückreicht.

Die berühmte Linde bei Neustadt „an der Linde“ in Württemberg ist zwischen 800 und 1000 Jahre alt, die Tanne von Béqué wird auf 1200 Jahre und ein Taxus in Braburn (Kent) auf mindestens ebensoviel Jahre geschätzt. Ein Sequoiastamm im British Museum hat bei 1330 Jahresringen einen Durchmesser von 4,5 m und man kann danach das Alter jener Stämme ermessen, welche es laut Carruther's Angaben auf 28,5 m Umfang gebracht haben. Berühmt durch ihr Alter sind ferner eine Adansonia auf den Capverden mit einem Stammdurchmesser von 8—9 m und eine Wasser-Cypresse bei Oaxaca in Mexico. Sehr alt muss auch der berühmte Drachenbaum auf Orotava gewesen sein, der 1868 durch einen Sturm umgestürzt und dann durch einen Brand zerstört wurde. Aber auch niedere Pflanzen erreichen oft ein hohes Alter; die an der Spitze fortwachsenden Moose der verkalkten Gymnostomum-Rasen und die Stengel der metertief in das Torfmoor hinabreichenden Sphagnaceen zählen ihr Leben sicher auch nach vielen Jahrhunderten.

Wenn man von dem Alter jener Pflanzenriesen spricht, muss man aber bedenken, dass keineswegs alle Zellen dieser Gewächse so lange lebendig

bleiben, sondern dass immer neu entstehende Organe und Gewebe das Leben des ganzen Organismus fortsetzen. Alles, was wir an einer tausendjährigen Eiche von aussen sehen, ist thatsächlich nur wenige Jahre alt; es sind junge Blätter, junge Triebe, junge Rindentheile. Die wirklich alten Theile sind längst abgestorben und entweder tief im Innern versteckt, wie Mark und Holz, oder längst abgestossen, wie die erste Rinde. Nur die Zellen der ursprünglichen Vegetationspunkte sind lebendig geblieben und in stetem Wachsthum und steter Vermehrung begriffen, so lange der Baum existirt. Die aus den Vegetationspunkten hervorgegangenen und zu bestimmten Lebensverrichtungen sich ausbildenden Zellen des Dauergewebes gehen aber alle nach mehr oder minder langer Ausübung ihrer Functionen zu Grunde.

Die Zellen der Wurzelhaare haben oft nur eine Lebensdauer von wenigen Tagen, auch Drüsenzellen und Trichome der Stengel und Blätter sind oft sehr kurzlebig. Holz- und Bastfasern wie Sclerenchymzellen verlieren schon nach kurzer Zeit ihr lebendiges Plasma und erfüllen ihre eigentlichen Aufgaben in abgestorbenem Zustande. Auch ganze Organe langlebiger Pflanzen führen theilweise ein recht kurzes Leben, wie zumal die Kelch-, Blüthen- und Staubblätter. Die Laubblätter unserer Holzgewächse leben nur wenige Sommermonate, dann werden sie nach ihrer theilweisen Entleerung abgeworfen.

Das Abwerfen selbst wird durch die Ausbildung einer Trennungsschicht in der sich streckenden Blattstielbasis besonders vorbereitet (p. 120). Eine in manchen Fällen bereits vor dem Abfallen des Blattes, in anderen Fällen erst nachträglich gebildete Korkschicht schliesst die Blattnarbe dann nach aussen ab. Wie man nach den ersten Herbstfrösten leicht bemerken kann, wirken diese stark auf den Blattfall ein, indem die Eisbildung in den Trennungsschichten die Ablösung vorzeitig bewirkt. Die Blätter wintergrüner Pflanzen bleiben zwei oder mehrere Jahre lebendig, werden dann aber auch abgeworfen, was übrigens auch bei kleinen Zweigen, besonders bei solchen von Coniferen, eintreten kann. — Mit am längsten erhalten sich von Dauergewebszellen die der Markstrahlen lebendig; bei manchen Bäumen, z. B. bei der Buche, hat man über 100 Jahre alte lebende Markstrahlzellen gefunden, während freilich die Hauptmasse derselben schon mit dem fünfzigsten Jahre abstirbt.

Continuität der embryonalen Substanz. Immer ist die Lebensfähigkeit von Zellen des functionirenden Dauergewebes zeitlich begrenzt, meist sogar sehr eng begrenzt. Unbegrenzt dagegen und niemals einen natürlichen Abschluss findend erhält sich die Lebensfähigkeit der embryonalen Gewebe, welche die Vegetationspunkte der perennirenden Pflanzen bilden und von denen sich, worauf Sachs zuerst hinwies, auch die Vegetationspunkte der sexuellen Nachkommenschaft durch die Substanz der Geschlechtszellen direct ableiten. Diese embryonale Substanz altert nicht, sie producirt neue vergängliche Individuen, aber sie erhält sich dauernd in deren Nachkommen, bleibt stets productiv, stets sich verjüngend und vermehrend. Tausend und abertausend Generationen, welche durch Millionen von Jahren hindurch entstanden sind, waren ihr Product; sie lebt in den jüngsten Generationen aber fort mit der Kraft, kommenden Millionen ihre Entstehung zu geben. Der einzelne Organismus ist vergänglich, unvergänglich und beständig erhält sich aber die embryonale Substanz derselben, welche die sterblichen Gewebe erzeugt. — Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet erscheinen die Unterschiede in der Lebensdauer zwischen kurzlebigen und langlebigen Pflanzen, zwischen einjährigen Kräutern und den Jahrtausende alten Riesen des Pflanzengeschlechts in anderem Lichte. Aus der embryonalen Substanz der Vegetationspunkte an jener Neustädter Linde bilden sich alljährlich neue Blätter und Sprosse, die aber im Zusammenhang mit absterbenden Resten

früherer Jahresbildungen bleiben. Bei der einjährigen Pflanze dagegen trennt sich die embryonale Substanz im Embryo alljährlich von den absterbenden Resten und bildet, neue Stengel, Blätter und Wurzeln erzeugend, nun ein völlig neues Einzelwesen.

Dem altbekannten HARVEY'schen Satz „Omne vivum ex ovo" liegt also schon die Continuität der embryonalen Substanz zu Grunde. Dieser ist gleich in ewiger Jugend und organischer Unsterblichkeit die Substanz der einzelligen Organismen, die durch Theilung sich fortpflanzend, ohne Rest in einander aufgehen.

V.

Die Bewegungserscheinungen.

In jedem lebendigen Organismus finden durch den Stoffwechsel jederzeit lebhafte Bewegungen und Verschiebungen von Substanz statt. Diese Bewegungen entziehen sich aber zum grössten Theil, da die bewegten Stoffe meist in molecularer Vertheilung wandern, unsern Blicken. Dass sie aber wirklich stattfinden, geht mit absoluter Sicherheit aus den örtlichen Stoffanhäufungen und -Verminderungen hervor, die unseren Wägungen und chemischen Nachweisungen zugänglich sind.

Auch eine andere Art der Bewegung, welche gleichfalls unseren Augen verborgen bleibt, spielt bei den Organismen eine hervorragende Rolle, das ist die Wärmebewegung und sind die verwandten, von Licht, Elektricität u. s. w. hervorgerufenen Schwingungszustände, von welchen die Lebensvorgänge in hohem Grade abhängig sind.

Aber abgesehen von diesen Bewegungen, die sich auch im Inneren eines anscheinend ruhenden Körpers abspielen, treten bei Pflanzen auch äusserlich auffallende, zwar zumeist langsam verlaufende, in einzelnen Fällen aber auch sehr rasche Ortsveränderungen auf. Diese werden entweder von ganzen Pflanzen oder von einzelnen Organen ausgeführt. — Auf passive Bewegungen, die durch äussere mechanische Einwirkungen, wie Wasser- und Windströmungen hervorgerufen werden, und die für das Pflanzenleben immerhin eine gewisse Bedeutung haben, soll hier aber nicht näher eingegangen werden; nur die von der Pflanze selbst ausgeführten activen Bewegungen sollen hier ins Auge gefasst werden.

Das Protoplasma selbst ist zu verschiedenen Bewegungsformen befähigt, sei es, dass es frei ohne Zellmembran auftritt, sei es, dass es in einer Membranhülle eingeschlossen ist. Nackte Plasmakörper zeigen fast stets langsame Bewegungen, aber auch behäutete Zellen besitzen das Vermögen der freien Ortsveränderung oft in hohem Grade. Vielzellige höhere und niedere Pflanzen befestigen sich jedoch meist am Orte ihrer Keimung dauernd durch Wurzeln und andere Haftorgane und verzichten damit ein für allemal auf einen Ortswechsel, so weit er nicht durch Bewegungen beim Wachsthum ermöglicht ist. Eine solche Ortsveränderung durch Zuwachs kommt aber in besonders auffälliger Weise bei denjenigen Gewächsen zu Stande, deren Rhizome mit der Gipfelknospe in einer Richtung weiter wachsen und deren ältere Theile dabei hinten absterben. Verlängert sich ein Rhizom vorn mit jedem Jahr um ein Stück von durchschnittlich 5 cm, dann wird die Pflanze im Laufe von 20 Jahren um einen Meter von ihrem früheren Standort fortgerückt sein. Wie bereits p. 177 erwähnt, können die Keimlinge von Cuscuta auf der Suche nach Nährpflanzen in dieser Weise eine kurze Strecke über den Boden hin-

kriechen, und ähnlich, wenn auch langsamer, durchwandert eine wachsende Caulerpa (Fig. 250) im Laufe der Jahre ihr Wohngebiet. Ausser dieser Bewegung durch Zuwachs besitzen festsitzende Pflanzen aber sehr allgemein noch das Vermögen, die Lage und Richtung ihrer Organe durch Krümmungen und Drehungen zu verändern. Durch solche Krümmungen werden die Pflanzentheile in Stellungen gebracht, die für ihre Function nothwendig oder vortheilhaft sind; so werden die Stengel nach oben, die Wurzeln nach unten, die Blätter mit der Oberseite nach dem Lichte hin gerichtet, Schlingpflanzen und Ranken umschlingen die tragenden Stützen, und der Stengel der jungen Keimpflanze wird so gebogen, dass er ohne Verletzung der jungen Blättchen das feste Erdreich durchbrechen kann.

Nach diesem Ueberblick über die im Pflanzenreich auftretenden häufigsten Bewegungsformen seien zunächst eingehender betrachtet die

Bewegungen freier Protoplasten und Einzelzellen.

Die amöboide Bewegung freier Protoplasten ist eine kriechende Bewegung, bei welcher der nackte Plasmakörper der Amöben und Plasmodien einzelne Fortsätze nach einer oder mehreren Seiten austreibt; diesen folgt entweder alsbald der ganze Plasmaleib in fliessender Bewegung nach oder sie werden wieder eingezogen (Fig. 198). Die Bewegung erinnert äusserlich an das Fliessen eines zähen Flüssigkeitstropfens auf nicht benetzter Unterlage. Die Arbeit der Bewegung wird nach BERTHOLD vornehmlich von der Oberflächenspannung geleistet, welche das reizbare Plasma local erhöhen oder herabsetzen kann. (Durch locale Aenderung der Oberflächenspannungen treten auch bei Tropfen lebloser Substanzen ähnliche amöboide Bewegungen auf.)

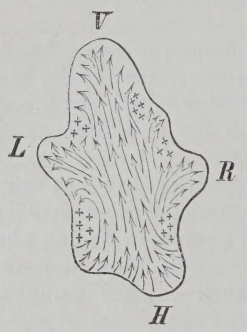

Fig. 198. Bewegungsform der Amöben. Die Pfeile deuten Richtung und Stärke der Bewegung an, die Kreuzchen die ruhenden Stellen. Augenblicklich erfolgt die Hauptbewegung von *H* nach *V*. Im nächsten Augenblick kann sich der Hauptstrom nach *R* oder *L* wenden und dadurch die Bewegungsrichtung der Amöbe ändern.

Die Cilienbewegung ist eine Schwimmbewegung, bei welcher nicht der ganze Plasmakörper die Bewegung ausführt. Er besitzt vielmehr eigene, nur einen sehr kleinen Theil seiner Masse ausmachende Bewegungsorgane in Gestalt äusserst feiner, oft bei stärkster Vergrösserung kaum wahrnehmbarer Fädchen. Diese, mit dem Plasma zusammenhängenden „Geisseln“ oder „Cilien“ sind zu 1, 2, 4 oder sehr zahlreich und in verschiedener Anordnung vorhanden (Fig. 69 u. 70). Sie bewegen sich sehr energisch im Wasser und treiben den Plasmaleib oft mit ansehnlicher Geschwindigkeit fort, meist derart, dass sie ihn zugleich in drehender Bewegung erhalten. (Der Weg der flinksten Schwärmsporen beträgt in der Secunde das zwei- bis dreifache ihrer Länge, während die schnellsten Schiffe zum Durchfahren der eigenen Länge 10—15 Secunden brauchen. Bei der Kleinheit der Schwärmsporen beträgt die in einer Stunde durchmessene Strecke aber doch nur etwa einen Meter.) Die Bewegung der Cilien ist dabei so geregelt, dass sie den Plasmaleib in bestimmter Richtung fortführen; sie kann momentan durch Reize so geändert werden, dass die Bewegungsrichtung in bestimmter Weise sich ändert. Die Cilienbewegung nämlich zeigt sich von den Reizzuständen des Plasmakörpers in der Weise beherrscht, dass die eingeschlagene Richtung und die Schnelligkeit der Bewegung den

Bedürfnissen des Plasmakörpers dienstbar gemacht werden. Schwerkraft und Licht, gewisse in Lösung befindliche Körper und mechanische Hindernisse sind es vornehmlich, welche die Bewegungen frei schwimmender Plasmakörper und Zellen beeinflussen. Die Schwärmsporen der Algen werden hauptsächlich durch das Licht in ihrer Bewegungsrichtung bestimmt. Während sie im Dunkeln nach allen Seiten hin das Wasser durcheilen, bringt einseitiges Licht sofort eine bestimmte Richtung in ihre Bewegungen. Schnurgerade eilen sie demselben entgegen oder sie wenden sich eben so bestimmt von der Lichtquelle ab. Das Abwenden geschieht entweder bei zu starker Beleuchtung oder in einem gewissen Altersstadium oder aus noch unbekannten Umstimmungen ihrer Reizbarkeit. Das Vortheilhafte dieser merkwürdigen sogen. heliotaktischen (phototaktischen) Bewegungen leuchtet aber sofort ein, wenn man an die Rolle der Schwärmsporen im Leben der Algen denkt. Um der jungen festsitzenden Alge, zu der sie sich entwickeln, die Ernährung zu sichern, müssen sie zunächst das Licht aufsuchen. Ist aber ein Ort mit geeignetem, d. h. nicht zu starkem und nicht zu schwachem Lichte erreicht, dann muss sich der Schwärmer mit seinem Vorderende festsetzen und zu diesem Zwecke sich vom Lichte ab und einem dunklen Gegenstande zuwenden. Andererseits kommen die Schwärmer im völlig dunklen Raum überhaupt nicht zur Ruhe, sondern schwärmen bis zu völliger Erschöpfung weiter; so ist es ausgeschlossen, dass sie an lichtlosen Orten sich festsetzen, wo die aus ihnen entstehende Pflanze nicht assimiliren könnte.

Schwärmer von wasserbewohnenden Pilzen und die durch Geisseln beweglichen Bacterien werden nach Pfeffer's Untersuchungen vornehmlich durch die ungleiche Vertheilung gelöster, fester oder gasförmiger Stoffe (Sauerstoff) in ihrer Richtung beeinflusst. Je nach ihren augenblicklichen Bedürfnissen und ihrer Reizstimmung bewegen sie sich nach den Orten höherer Concentration hin oder wenden sich von denselben ab.

Bei den Bewegungen der Samenfäden nach den weiblichen Organen übernehmen derartige chemotaktische Bewegungen ebenfalls die Rolle der Leitung. Die Samenfäden der Farne werden in den langen Hals der Archegonien, wie Pfeffer feststellte, durch Aepfelsäure bezw. äpfelsaure Salze gelockt; die Archegonien der Laubmoose ziehen die Spermatozoiden dagegen mittels Rohrzuckerlösung an. Hierbei sind es oft äusserst geringe Substanzmengen, welche eine kräftige Reizbewegung hervorrufen; so genügt schon eine 0,001procentige Lösung von Aepfelsäure zur Anlockung der in reinem Wasser ziellos umherschwärmenden Farn-Spermatozoiden. — Auch die Bewegung der Amöben und Plasmodien wird in ähnlicher Weise von aussen beeinflusst. Diese nackten Protoplasten leben nicht nur im Wasser (Amöben), sondern auch in feuchten Substraten (Plasmodien, Amöben) und man hat bei ihnen beobachtet, dass sie die Befähigung haben, feuchtere Stellen aufzusuchen oder sich von diesen zu entfernen (vor der Sporenbildung); auch von der Strömungsrichtung des Wassers werden sie bei ihren Bewegungen beeinflusst (Rheotaxis). Wenn behäutete Zellen (z. B. die der Sphaerella pluvialis) mittels Cilien frei schwimmen, so entspringen letztere aus dem Protoplasma und durchsetzen die Membran.

Die Diatomeen und Desmidiaceen zeigen andere Formen der Bewegung. Die bodenbewohnenden Diatomeen gleiten gewöhnlich in der Richtung ihrer Längsachse hin und her und ändern ihre Bewegungsrichtung durch Schwenkungen und Oscillationen. Aus der Art, wie kleine Körnchen ihrer Umgebung in Bewegung gesetzt werden, hat man schon früher auf feine, nach aussen tretende Pseudopodien geschlossen. Es gelang aber erst in der letzten Zeit, zumal den Bemühungen Haupt-

FLEISCH's, derartige plasmatische Bewegungsorgane, welche durch Oeffnungen der harten Kieselschale austreten, bei einzelnen Formen sichtbar zu machen. Bei einer grösseren Diatomee wollen BÜTSCHLI und LAUTERBORN dagegen die Ausscheidung eines durchsichtigen Schleimfadens beobachtet haben, durch dessen Ausstossen die Zelle sich weiter schieben soll. Dieses Mittel zur Fortbewegung würde sich anschliessen an das der nahe verwandten Desmidiaceen, bei denen es feststeht, dass sie sich durch ausgeschiedenen Schleim befestigen und mit seiner Beihülfe ihre eigenartigen Bewegungen ausführen. Bei den pendelnden und fortgleitenden Bewegungen der fadenförmigen Oscillarien und Spirulinen soll ausgeschiedener Schleim ebenfalls eine Rolle spielen; die langsamen Bewegungen von Spirogyren sind in ihrer Mechanik noch weniger bekannt.

Plasmabewegung in behäuteten Zellen.

Führen die mitgetheilten Formen der Bewegung zu einer Ortsveränderung der ganzen Zelle, so finden wir das in festsitzenden Pflanzen eingeschlossene Plasma in seiner Weise auch wieder zu Bewegungen innerhalb des Zellraums befähigt. Besonders ausgiebig sind derartige Binnenbewegungen des Plasmas bei den nicht cellulären Siphoneen, in den lang gestreckten Internodialzellen der Characeen (Fig. 167), in den Haargebilden mancher Pflanzen und den Blattzellen einiger Wassergewächse. Der in lebhafter Strömung befindliche Plasmakörper der Caulerpen bewegt sich an der Aussenwand und dem im Innern dieser Alge ausgespannten Fadengerüst wie ein grosses eingeschlossenes Plasmodium.

Bei den Plasmabewegungen innerhalb der Zellräume sind drei verschiedene Formen leicht zu unterscheiden, nämlich die Circulationsbewegungen und die Rotationsbewegungen, denen man aber noch eine dritte Form, die Orientirungsbewegungen, an die Seite stellen muss.

Bei der Circulationsbewegung strömen einzelne Plasmapartien in verschiedener Richtung oft dicht neben einander her. Am häufigsten lässt sich diese Bewegung in Zellen beobachten, deren Zellkern central gestellt ist. Die Plasmahülle des Kerns ist da mittels feiner Plasmafäden mit der wandständigen Masse verbunden (Fig. 53) und in den dickeren und dünneren Fäden, die den Zellraum durchsetzen, strömt es nach dem Kern hin oder von ihm fort. Sogar in äusserst feinen Fäden sieht man zuweilen zwei entgegengesetzte Strömungen an einander vorbeiziehen. (Staubfadenhaare von Tradescantia, Brennhaare von Urtica, Borstenhaare des Kürbis. Vgl. p. 45.)

Bei der Rotationsbewegung ist das ausschliesslich wandständige Plasma in gleichsinnigem Umlauf begriffen, wobei der Kern, oft auch die Chlorophyllkörper, mitgeschleppt werden. Da das Plasma eine zusammenhängende Masse darstellt, so muss in langgestreckten Zellen, in deren Längsrichtung die Rotation meist verläuft, ein Streifen unbewegten Plasmas die rotirenden Massen trennen. Dieser ruhende Theil wird der Indifferenzstreifen oder Interferenzstreifen genannt. Der Zellsaft wird vom rotirenden Plasma in gleichsinnige Drehung versetzt; an der Grenze beider kann demnach die treibende Kraft nicht zu suchen sein. Nach der Zellwand zu nimmt die Schnelligkeit der Bewegung ab und die der Wand unmittelbar anliegende äussere Hautschicht ist in Ruhe. — Die Rotationsbewegung tritt besonders lebhaft auf in den Zellen der Blätter von Elodea canadensis und Vallisneria spiralis, auch in den Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae und Trianea bogotensis. In den langen Zellen der Charen und Nitellen nimmt sie einen schraubig gewundenen Verlauf. (Vgl. p. 45.)

Die treibende Kraft dieser Bewegungen, welche in benachbarten Zellen nicht immer gleichsinnig, sondern hier rechtsum, dort linksum verläuft und auch dann noch andauern kann, wenn das Protoplasma durch Plasmolyse (p. 138) sich von der Wand zurückgezogen hat, ist noch nicht bekannt. Man weiss nur, dass ihr Bestehen und ihre Lebhaftigkeit von Factoren abhängt, welche die Lebensvorgänge im Allgemeinen unterhalten und fördern, vor allem also von der Gegenwart freien Sauerstoffs und von günstiger Temperatur. Ueber die Verbreitung der Plasmabewegungen, welche von Corti 1772 entdeckt und von Treviranus 1807 wieder aufgefunden wurden, hatte man sich durch das Studium von Schnitten insofern täuschen lassen, als bei Verwundungen und anderen abnormen Verhältnissen Plasmaströmungen auch in Zellen entstehen, wo sie im normalen Zustand nicht beobachtet werden. Das Bestehen der Plasmaströmungen — einerseits ein Ausdruck kräftiger Lebensthätigkeit — kann also auch ein Symptom krankhafter oder doch gereizter Zustände sein.

Die Orientirungsbewegungen des Plasmakörpers verlaufen nicht ununterbrochen wie die vorher genannten Bewegungen, meist auch so langsam, dass sie nicht unmittelbar, sondern nur aus ihren Leistungen erkannt werden können. Sie werden durch den Wechsel äusserer Einwirkungen (besonders der Beleuchtung) hervorgerufen und bewirken eine bestimmte Lagerung plasmatischer Organe, wie beispielsweise die Orientirung der Chlorophyllkörper gegen das Licht. Die bekanntesten Beispiele derartiger Bewegungen sind bei einigen Algen, bei der untergetauchten Wasserlinse, bei Farn-Prothallien und Moosen zu finden, wären aber noch beliebig, auch von höheren Pflanzen, zu vermehren.

In den Zellfäden der Alge Mesocarpus findet sich ein einziger platter, in der Längsachse der Zelle ausgespannter Chlorophyllkörper. Diese Chlorophyllplatte wird je nach der Richtung und Stärke des den Faden quer treffenden Lichtes um ihre Längsachse gedreht. Sie wird nach Stahl's Beobachtungen bei gemässigtem Lichte quer gegen die Lichtquelle gestellt, so dass sie voll beleuchtet ist (Flächenstellung). Bei der Beleuchtung durch directes Sonnenlicht wird die Platte jedoch so gedreht, dass sie der Lichtquelle die schmale Kante zukehrt (Profilstellung). Was hier durch Drehungen des einen Chlorophyllkörpers bewirkt wird, nämlich der volle Genuss gemässigten Lichtes und der Schutz vor zu intensiver Lichtwirkung, das wird in Zellen mit zahlreichen Chlorophyllkörperchen durch die Verschiebung derselben an verschieden orientirte Wände erreicht. In gemässigtem Lichte werden die Chlorophyllkörper an denjenigen Wänden vertheilt, welche quer die Richtung der Lichtstrahlen schneiden (Fig. 199 *T*); sie gleiten aber alsbald an die den Lichtstrahlen parallel laufenden Seitenwände und werden der Lichtwirkung damit möglichst entzogen, wenn dieselbe

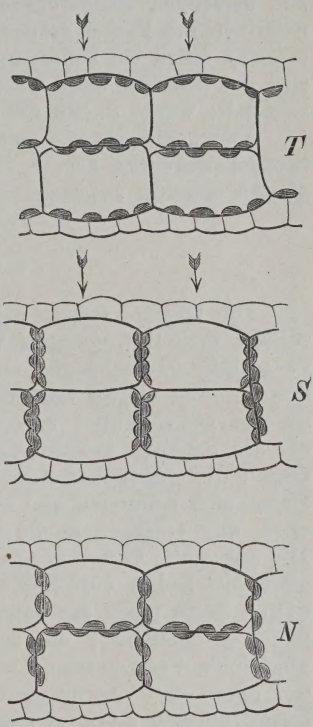

Fig. 199. Wechselnde Stellung der Chlorophyllkörper in den Zellen der untergetauchten Wasserlinse (Lemna trisulca) bei verschiedener Beleuchtung. *T* in diffusem Tageslicht, *S* in directem Sonnenlicht, *N* des Nachts. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichts an. Nach Stahl.

anfängt zu stark zu werden (Fig. 199 *S*). Im Finstern oder bei sehr schwachem Licht kann eine dritte, aus der Fig. 199 *N* ersichtliche Art der Gruppirung eintreten, deren Vortheile noch unbekannt sind.

Die Chlorophyllkörper selbst erfahren bei dem Beleuchtungswechsel mehrfach Formveränderungen; in gemässigtem Lichte sind sie abgeflacht, in starkem Lichte abgerundet und dicker.

Eine besondere Art des Lichtschutzes ist bei sehr vielen Pflanzen zu beobachten, tritt aber besonders ausgeprägt bei den Siphoneen auf, indem sich die Chlorophyllkörner im zu intensiven Licht klumpenweise zusammenballen. — Durch alle derartigen Aenderungen in der Anordnung der Chlorophyllkörper erscheint natürlich die Farbe grüner Organe in wechselnder Abtönung. In starker Besonnung sehen sie heller, in zerstreutem Licht dunkler grün aus. Dadurch, dass sich der Schatten eines Thermometers auf einem besonnten Blatte dunkelgrün abzeichnete, wurde Sachs auf diese Chlorophyllbewegungen aufmerksam.

Verwundungen, aber auch einseitige Zellwandverdickungen rufen ebenfalls Orientirungsbewegungen hervor, indem sie es veranlassen, dass sich Kerne und Protoplasma einseitig ansammeln.

Krümmungsbewegungen.

Die Organe festsitzender Pflanzen, sowohl einzelliger wie mehrzelliger, führen ihre Bewegungen vermittels Krümmungen aus. Ein ursprünglich geradlinig gewachsenes Organ besitzt gleichlange Längskanten; bei einem gekrümmten Organ dagegen besitzen diese Kanten ungleiche Länge, indem an der gekrümmten Strecke die concave Innenseite nothwendig kürzer ist als die convexe Aussenseite. Wenn daher an einem biegungsfähigen geraden Organ die gegenüber liegenden Flanken ungleich lang werden, so muss das Organ sich krümmen und zwar nach der kürzeren Flanke hin. Fig. 168, p. 141 wird das Gesagte leicht veranschaulichen und zudem mit Zahlen belegen. Die ungleiche Länge der gegenüber liegenden (antagonistischen) Flanken kann aber die Folge verschiedener Vorgänge sein. Bei gleichbleibender Länge einer Seite kann sie sowohl durch Verkürzung als durch Verlängerung der anderen entstehen, sie kann aber auch durch ungleiche Verkürzung oder ungleiche Verlängerung beider Seiten und schliesslich durch Verlängerung der einen und Verkürzung der anderen zu Stande kommen. Alle diese Vorgänge müssen zu ungleicher Länge der antagonistischen Flanken und demnach zu Krümmungen führen.

Am häufigsten treten die Krümmungen bei Pflanzen in Folge ungleichen Wachsthums auf. Seltener sind es ungleiche Schwankungen in Folge der Turgordehnung, welche das Längenverhältniss ändern. Dieser Fall tritt vornehmlich bei ausgewachsenen Organen, z. B. Blattpolstern (p. 235 ff.) und Staubfäden ein. Eine dritte Veranlassung zu Krümmungen bildet die ungleiche Quellung durch Imbibition und die daher rührende ungleiche Volumveränderung der festen Zellwände auf gegenüberliegenden Organseiten.

I. Hygroskopische Krümmungen (Imbibitionskrümmungen).

Da die Membranen frischer, lebensthätiger Zellen mit Wasser bis zur Sättigung imbibirt sind, so wird man nach Quellungsbewegungen nur bei ausgetrockneten, meist also bei abgestorbenen Geweben zu suchen haben. Ausnahmsweise findet man sie aber auch bei jenen lebendigen Pflanzentheilen, welche unbeschadet ihrer Lebensfähigkeit das Austrocknen vertragen können,

also bei Moosen, Flechten und bei der Selaginella lepidophylla (p. 149). Auch hier beruhen die Imbibitionsbewegungen auf physikalischen Eigenschaften der Membranen und stehen mit der Lebensthätigkeit in keinem unmittelbaren Zusammenhang.

Obgleich also die Imbibitionsbewegungen zu den physikalischen Eigenschaften von Pflanzentheilen gehören und mit den Lebensvorgängen nur insoweit zusammenhängen, als die Ausbildung des verschiedenen Imbibitions- und Quellungsvermögens der Membranen eine eigenartige Leistung des membranbildenden Plasmas ist — die sich häufig auch in der sichtbaren anatomischen Structur, im Schichtenverlauf, in Streifung und Tüpfelstellung sowie in der Zellenanordnung kundgiebt — so mögen sie doch ihrer leicht begreiflichen Mechanik wegen und da sie jederzeit rasch hervorzurufen und experimentell leicht zu beherrschen sind, den anderen Krümmungsbewegungen hier vorangestellt werden.

Wie bereits hervorgehoben wurde, ist mit der Wasseraufnahme bei der Imbibition stets eine Volumveränderung der Körper verbunden; das Imbibitionswasser füllt nicht nur vorhandene Lücken wie in einem porösen Körper aus, sondern treibt auch die Körpersubstanz aus einander und vergrössert das Volumen. Das Verdunsten des Imbibitionswassers führt umgekehrt zur Verkleinerung. Mit jeder Feuchtigkeitsänderung, sowohl im positiven wie im negativen Sinne, werden daher Organe mit verschieden stark oder verschieden rasch quellenden Seiten entsprechende Krümmungen ausführen. Die Organe vieler Pflanzen sind nun auf derartige Bewegungen eingerichtet, welchen oft recht wichtige Verrichtungen, so z. B. das Oeffnen der Früchte, das Ausstreuen und Eingraben der Samen, zufallen.

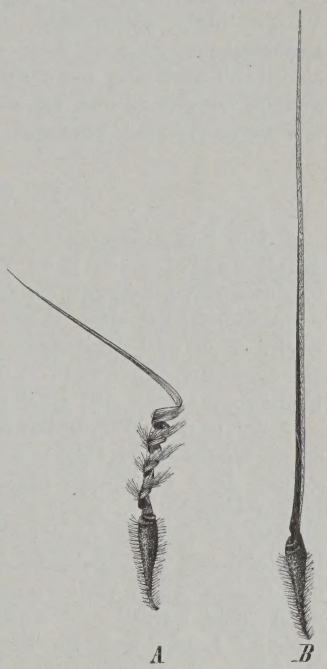

Fig. 200. Theilfrüchtchen von Erodium gruinum. *A* In trockenem Zustande, aufgerollt. *B* In feuchtem Zustande, gerade gestreckt.

Das Aufspringen und Aufreissen reifer Samenbehälter oder das Aufklappen besonderer Oeffnungen an denselben (Papaver, Lychnis, Antirrhinum u. a.) ist die Folge ungleicher Contractionen beim Austrocknen. Hierbei werden oft Spannungen erzeugt, welche bei plötzlicher Ueberwindung des Hindernisses die Samen weit fort schleudern (Tricoccae u. a.). Einzelne Früchtchen führen beim Wechsel ihres Wassergehaltes nicht nur Krümmungen, sondern auch Torsionen aus, wie besonders die Früchtchen von Erodium gruinum (Fig. 200), Stipa pennata, Avena sterilis. Ihre Bewegungen sollen in Verbindung mit starren, rückwärts gerichteten Borsten dazu führen, den Samen selbstthätig in die Erde zu vergraben.

Der Hüllkelch vieler Compositen (Erigeron, Carlina u. s. w.) öffnet und schliesst sich bei der Samenreife mit wechselndem Wassergehalt, und ebenso wirkt wechselnde Feuchtigkeit auf die Stellung der als Pappushaare bezeichneten Kelchborsten von Taraxacum, Tragopogon u. a. ein, die bei trockenem Wetter fallschirmartig ausgebreitet, bei nassem aber nach oben zusammengeschlagen sind. Eine wichtige Rolle fällt den Austrocknungsbewegungen beim Oeffnen der Staubbeutel und Sporangien, bei der Entleerung der Mooskapseln und dem Ausstreuen der Sporen von Equiseten, Lebermoosen und Myxomyceten zu. Staubbeutel und

Sporangien besitzen eigenartig verdickte Zellen (fibröse Zellschicht, Annulus), welche mechanisch besonders leistungsfähig und widerstandskräftig sind; an der Moos-kapsel sind es die Zähne des Urnenrandes (Peristoms), welche die Urnenöffnung verschliessen oder öffnen, in den Sporenkapseln der Lebermoose sind es dagegen besonders geformte und durch Spiralbänder verdickte Zellen, sogen. „Elateren", welche ähnlich den „Capillitien" der Myxomyceten durch ihre Bewegungen die Sporenmasse lockern bezw. ausstreuen. Bei den Equiseten endlich ist es die vierarmig abgelöste Aussenwand der Sporen selbst (das Perinium), welche sehr lebhafte hygroskopische Bewegungen ausführt, welche daher wie Elateren wirkt, aber auch immer eine Anzahl von Sporen zu gemeinsamer Keimung der eingeschlechtlichen Prothallien zusammenhält.

Um die Imbibitionsbewegungen hervorzurufen, ist eine Benetzung mit flüssigem Wasser nicht nothwendig, denn die Membranen condensiren mit wechselndem Feuchtigkeitsgehalt der Luft verschieden grosse Mengen Wassers, sie sind hygroskopisch und man hat deshalb ihre Bewegungen auch als hygroskopische Bewegungen bezeichnet und sie zur Messung der Luftfeuchtigkeit in Hygrometern und „Wetterhäus'chen" benutzt.

II. Wachsthumskrümmungen.

Die Krümmungsbewegungen der Pflanzen kommen zum grössten Theil durch ungleichseitiges Wachsthum lebendiger Theile zu Stande. Dieses ungleiche Wachsthum erfolgt theils auf innere Veranlassungen hin, die uns noch unbekannt sind, theils nach äusseren Einwirkungen, welche man genau nachweisen und abgrenzen kann. Im ersten Falle spricht man von spontanen bezw. autonomen Bewegungen oder „Nutationen", im zweiten Falle nennt man die Bewegungen paratonische oder Reizbewegungen.

Autonome Wachsthumskrümmungen treten am deutlichsten bei jungen stark wachsenden Organen auf. Sehr genaue Beobachtungen haben aber ergeben, dass überhaupt alle wachsenden Pflanzentheile Nutationen ausführen, indem ihre Spitze nicht geradlinig fortwächst, sondern meist unregelmässige elliptische Curven beschreibt; diese von Darwin als Circumnutationen bezeichneten Bewegungen sind freilich oft so klein, dass sie der Beobachtung mit freiem Auge völlig entgehen. Bei einzelnen Pflanzenorganen treten aber auch recht auffallende Nutationsbewegungen ein. So ist die Entfaltung der meisten Laub- und Blüthenknospen eine Nutationsbewegung, welche durch stärkeres Wachsthum der Innenseite der jugendlichen Blätter erfolgt. Besonders auffällig tritt das bei den vorerst eingerollten Blättern der Farne und mancher Cycadeen hervor. Wie die genannten Blattorgane, so vollführen auch seitenständige Achsen ihre Nutationen bei der Entfaltung, ja bei manchen bleibt zeitlebens eine Neigung bestehen, entweder auf der Oberseite stärker zu wachsen (Epinastie) oder aber auf der Unterseite (Hyponastie). Eine mit dem Zuwachs der Triebe nach vorn weiterrückende Nutationskrümmung ist bei den Sprossen des wilden Weines (Ampelopsis) zu beobachten. Die so entstehenden Haken sind dieser Kletterpflanze beim Auffinden und Festhalten von Stützen förderlich. Besonders auffällig werden die Nutationsbewegungen, wenn das Wachsthum nicht eine Seite bevorzugt, sondern abwechselnd verschiedene Seiten vor den andern fördert. Sehr schön lässt sich das z. B. an den Blüthenschäften der Küchenzwiebel und an denen der Yucca filamentosa, einer in Gärten häufig cultivirten Liliacee, beobachten. Diese zuletzt senkrecht gestellten Schäfte krümmen sich im halb erwachsenen Zustande oft derart, dass der Gipfel den Boden berührt. Eine solche Krümmung ist aber nicht von langer Dauer, der Schaft streckt sich vielmehr wieder

gerade, um bald darauf nach einer anderen Seite sich zu beugen. Dünne und langgestreckte Organe müssen auf ein ungleiches Wachsthum gegenüberliegender Seiten aus rein mechanischen Gründen ganz besonders rasch reagiren. Die fadendünnen Ranken vieler Kletterpflanzen sind deshalb, so lange sie im Wachsen sind, vorzügliche Objecte zur Beobachtung von Nutationen. Rückt die im Wachsthum geförderte Seite in bestimmter Richtung rings um den Stengel, so wird der letztere eine gleichsinnige, kreisende Bewegung mit seinem Gipfel ausführen (kreisende oder rotirende Nutation). Diese tritt vornehmlich ausgeprägt bei Ranken und den Sprossen von Rankenpflanzen auf und ermöglicht es denselben, Stützen in ihrem Bereiche besser aufzufinden. Dagegen ist die sogen. rotirende Nutation der Schlingpflanzen keine autonome Bewegung und wird deshalb erst bei den paratonischen zu betrachten sein.

Paratonische Wachsthumskrümmungen. Die paratonischen Bewegungserscheinungen sind für das Leben der Pflanze von der allergrössten Bedeutung, denn durch sie nimmt die Pflanze mit ihren Organen erst diejenige Stellung zu ihrer Umgebung ein, welche jenen gestattet, in ihrer besonderen Art thätig zu sein. Eine grüne Pflanze, die ihre Wurzeln über der Erdoberfläche ausbreiten und die ihre Blätter unter der Erde entfalten würde, könnte trotz der besten anatomischen Ausbildung aller Theile nicht fortbestehen. Die leistungsfähigsten Wurzeln müssten so vertrocknen ohne Nährwasser aufzunehmen und die Blätter könnten im Finstern nicht assimiliren. So hat die Organisation und haben die specifischen Functionen der Wurzel nur für den Fall einen Werth, können nur dann ihre Aufgabe erfüllen, wenn die Wurzel das feuchte Erdreich durchdringt. Bau und Wirkungsweise der Blätter kommen andererseits nur dann zur rechten Geltung, wenn sich dieselben in freier Luft und im Lichte ausbreiten. — Die Samen in der Erde sind aber nicht stets so orientirt, dass alle Theile nur geradewegs fortzuwachsen brauchen, um in die rechte Lebenslage zu gelangen. Auch der Landmann und der Gärtner achten nicht darauf, dass das Wurzelende des Keimlings beim Säen nach unten, das Stammende nach oben zu liegen kommt, sie wissen, dass trotzdem alle Wurzeln abwärts in die Erde wachsen, alle Stengelchen sich über dieselbe erheben werden. Die Pflanze hat also in sich selbst die Fähigkeit, sich den äusseren Lebensbedingungen gegenüber in die vortheilhafteste Lage zu bringen, und das kann nur geschehen, indem die von aussen wirkenden Kräfte und Stoffe wie z. B. Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeit u. s. w. das Wachsthum so beeinflussen, dass sie der Pflanze dadurch eine ganz bestimmte Wuchsrichtung zur Aussenwelt aufnöthigen.

Ein und dieselbe äussere Einwirkung veranlasst bei verschiedenen Pflanzenorganen aber ganz verschiedene Stellungen. Unter dem Einfluss der Schwerkraft dringt die Hauptwurzel senkrecht in den Boden ein, die Seitenwurzeln aber mehr oder weniger schräg abwärts; der Hauptstamm wächst senkrecht empor, er ist wie die Hauptwurzel „orthotrop“; die Seitenäste nehmen dagegen wie die Nebenwurzeln eine geneigte Lage ein, sie sind „plagiotrop“. Das Licht veranlasst das Gipfelende von Sprossen, sich nach der Lichtquelle hinzustrecken, die Blätter dagegen werden veranlasst, sich mit ihrer Oberseite quer gegen das Licht zu stellen.

Diese verschiedenartige Stellungnahme der Organe zur Aussenwelt hat Sachs als Anisotropie bezeichnet. Neben dem rein morphologischen Aufbau des Pflanzenkörpers bedingt diese Anisotropie ganz wesentlich die Gestaltung und äussere Erscheinung.

Dass anisotrope, aber sonst ganz ähnliche Pflanzentheile gegen dieselbe Einwirkung sich so verschiedenartig verhalten, dass sogar ein und das-

selbe Pflanzenorgan in verschiedenen Altersstadien anders reagiren kann, dass weiterhin äussere Kräfte zu Wirkungen führen, die in gar keinem erkennbaren Zusammenhang mit ihren sonstigen physikalischen und chemischen Leistungen stehen — das alles lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass es sich hier nicht um eine einfache Abhängigkeit von äusseren Kräften handelt. Es liegt hier vielmehr eine Auslösung bestimmter Wachsthumsvorgänge durch verschiedenartige äussere Anstösse vor, wie man sie in dieser Wirkungsweise allgemein als Reizwirkung bezeichnet (vgl. p. 4 und p. 134).

Damit ein äusserer Einfluss eine Reizwirkung hervorbringen kann, muss aber die Pflanze für den Reiz empfänglich sein, d. h. der Reiz muss eine gewisse Veränderung in ihr hervorbringen können, mit welcher wieder eine bestimmte Lebensäusserung irgendwie verknüpft ist. Ueber die Art der Verkettung zwischen der Einwirkung von Aussen und der Rückwirkung im Organismus weiss man heute noch nichts. Damit physikalisch einwirkende Kräfte als Reize empfunden werden können, müssen in der lebendigen Substanz bestimmte reizempfängliche Structuren vorhanden sein, welche durch dieselben beeinflusst werden. Wenn aber die Lage der Organe von der Richtung äusserer Einwirkungen sich abhängig zeigt, dann muss nothwendig ihre reizbare Structur einen polaren Bau besitzen. Da nun eine solche polare Structur nur dann im dargelegten Sinne wirksam sein kann, wenn ihr in der Pflanze eine feste Orientirung gegeben ist, so muss man voraussetzen, dass die Richtungsreize von dem ruhenden Theile des Protoplasmas d. h. von der Hautschicht aufgenommen werden. — Die durch äussere Reize veranlassten Wachsthumsbewegungen sind zum grössten Theil Richtungsbewegungen, welche zu einer bestimmten Lage der Organe gegenüber der Richtung der Einwirkung führen. Als äussere Reize kommen vornehmlich in Betracht: Licht (und Elektricität), Wärme, Schwerkraft, stoffliche Einwirkungen (Sauerstoff, Nährstoffe, Wasser u. s. w.), Stoss und Reibung u. dergl.

Der Ort der grössten Reizempfänglichkeit liegt in Pflanzen oder deren Organen oft mehr oder weniger entfernt von dem Orte der wahrnehmbaren Reizwirkung; es findet eine Fortleitung der Reizung statt. So können Reize von den an sich unbeweglichen Spitzen der Organe aufgenommen und von bewegungsfähigen Theilen, welche selbst nicht direct vom Reiz getroffen werden, in Bewegung umgesetzt werden. Es wird z. B. bei Wurzeln der geotropische Reiz von der unbeweglichen Wurzelspitze aufgenommen und von hier aus die Bewegung dem wachsenden Theile inducirt.

Die Befähigung der Pflanzen, durch Wachsthumskrümmungen eine bestimmte Richtung einzunehmen, wird je nach dem wirksamen Reiz als Heliotropismus, Geotropismus, Hydrotropismus u. s. w. bezeichnet. Wenden sich die Pflanzentheile der Reizquelle zu, dann nennt man ihre Richtung positiv; wenden sie sich ab, dann spricht man von negativen Reizbewegungen u. s. w. Als diatropisch werden Pflanzentheile bezeichnet, welche sich mehr oder weniger quer zur Richtung der einwirkenden Kräfte stellen; als besonderen Fall dieser Dia-Tropismen unterscheidet man noch die sehr häufige transversale Stellung: Diese ist senkrecht zur Richtung des einwirkenden Reizes orientirt. Es sind vorzugsweise dorsiventral gebaute Pflanzenorgane d. h. solche mit verschieden ausgebildeter Rücken- und Bauchseite (p. 12), welche sich diatropisch oder geradezu transversal einstellen.

A. Heliotropismus.

Das Licht spielt im Pflanzenleben eine ausserordentlich bedeutsame Rolle. Es ist nicht nur für die Ernährung grüner Pflanzen eine Hauptbedingung, sondern wirkt auch auf das Wachsthum und auf den Gesundheitszustand der Pflanzenorgane mächtig ein. Blätter und Blüthen ertragen einen längeren Lichtmangel meist sehr schlecht, sie fallen ab; ausgewachsene kräftige, grüne Pflanzenorgane sieht man im Finstern oft rasch vergilben, welken und absterben: Anhaltende Dunkelheit wirkt wie Gift auf diese lichtgewohnten Theile. Gerade das Umgekehrte ist aber der Fall mit Pflanzen und Organen, die sich normal im Finstern entwickeln; auf sie kann das Licht höchst nachtheilig, ja zerstörend wirken, wie man das bei Pilzen und Bacterien beobachtet hat. Daher hat das Tageslicht eine grosse hygienische Bedeutung für Wohnräume. Bei der Zweckmässigkeit, welche allgemein die Organismen in ihrem Verhalten gegen diejenigen Einwirkungen zeigen, mit welchen sie im natürlichen Verlauf ihrer Entwickelung in wirksame Berührung kommen, kann es

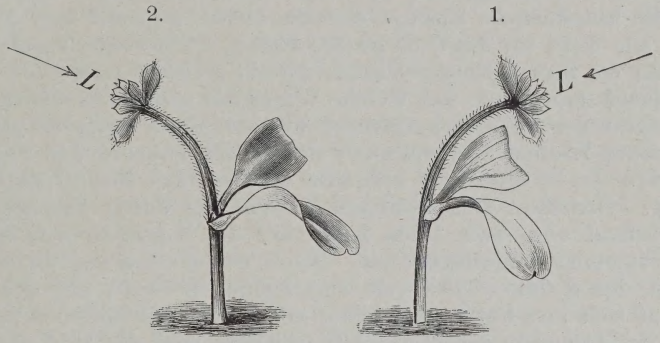

Fig. 201. Keimpflänzchen von Galium Aparine, bei einseitiger Beleuchtung heliotropisch gekrümmt. 1. Von rechts in der Richtung des Pfeils *L* beleuchtet: der Gipfel genau in diese Richtung, die Blätter senkrecht dazu eingestellt. 2. Dasselbe Pflänzchen, alsdann von rückwärts beleuchtet. Der rasch wachsende Keimstengel hat sich nach der anderen Seite bereits in die neue Strahlenrichtung eingestellt, die beiden langsam wachsenden Keimblätter sind erst im Beginn der Umkehr. Etwas vergrössert.

also nicht überraschen, dass die Pflanzen zum Theil das Licht aufsuchen, zum Theil dasselbe fliehen.

Zur Beobachtung heliotropischer Erscheinungen bieten im alltäglichen Leben die Blumentische unserer Wohnungen schon eine gute Gelegenheit. Die Stengel aller Pflanzen auf einem solchen Blumentisch wachsen nicht wie im Freien gerade aufrecht, sondern sind dem nächsten Fenster zugeneigt und wie Hülfe suchend sind alle Blattstiele dem Lichte entgegengestreckt. Blattstiele und Stengel sind demnach positiv heliotropisch (lichtwendig). Im Gegensatz zu diesen Organen findet man die Blattflächen senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt, um möglichst viel Licht auffangen zu können; die Blattflächen sind diaheliotropisch, im engeren Sinne transversalheliotropisch (Fig. 201). Befindet sich unter den Pflanzen zufällig eine solche mit Luftwurzeln, etwa das früher so beliebte Chlorophytum mit seinen hängenden Ausläufern, dann kann man an dessen Luftwurzeln auch den negativen Heliotropismus wahrnehmen. Diese Organe sind nämlich vom Fenster abgewandt und wachsen dem Dunkel des Zimmers zu.

Zur genaueren Beobachtung der heliotropischen Erscheinungen ist es nothwendig, das zerstreute Licht eines Fensters durch eine enger begrenzte Lichtquelle zu ersetzen. Das geschieht am besten in einem Dunkelzimmer oder in einem dunkelen Kasten, in welchen entweder das Tageslicht durch eine enge Oeffnung (Spalt) einfällt, oder aber durch eine künstliche Lichtquelle ersetzt wird. Da zeigt sich dann vor Allem, dass die Richtung des einfallenden Lichtes maassgebend ist für die heliotropische Stellung: Jede Aenderung der Strahlenrichtung hat auch eine Stellungsänderung der heliotropischen Organe zur Folge.

Das Gipfelende positiv heliotropischer Sprosse findet man in die Richtung der Strahlen völlig eingestellt.

Mit welcher Genauigkeit dies geschieht, zeigt ein Versuch mit dem kleinen Pilze Pilobolus crystallinus. Die Sporangienträger dieses Pilzes kommen nach kurzer Zeit zahlreich aus feucht gehaltenem Pferde- und Kuhmist hervor; sie sind positiv heliotropisch und richten alle das schwarze Sporangium der Lichtquelle zu. Zur Zeit der Reife wird das Sporenköpfchen mit grosser Gewalt geradeaus fort geschleudert. Hat man nun das Licht durch ein kleines verglastes Rundfenster in die heliotropische Kammer einfallen lassen, so findet man die klebrigen Sporangien alle dicht um das Centrum der kleinen Lichtscheibe angeschossen, ein Zeichen, dass die Sporangienträger genau dorthin gerichtet waren.

Untersucht man näher, auf welche Weise die positiv heliotropischen Krümmungen der Organe ausgeführt werden, dann stellt es sich heraus, dass die dem Lichte zugewandte Seite langsamer, die vom Lichte abgewandte Seite dagegen stärker wächst als bei allseitiger Beleuchtung. Das lässt sich bestimmt nachweisen durch Tuschestriche, die man im Abstand von etwa 1 bis 2 mm auf die entgegengesetzten Flanken vor der Krümmung aufgetragen hat. Nach der Krümmung findet man die Striche auf der Schattenseite weit auseinander gerückt, auf der Lichtseite dagegen hat sich ihre Entfernung kaum vergrössert. Verglichen mit der Verlängerung bei normalem geradlinigen Wachsthum sind die Marken der Lichtseite näher zusammen geblieben, die der Schattenseite aber haben sich weiter aus einander geschoben; d. h. das Wachsthum wird bei einer positiv heliotropischen Krümmung auf der Lichtseite gehemmt, auf der Schattenseite gefördert. Durch das Auftragen von Tuschemarken lässt sich aber auch feststellen, dass die Krümmung nur auf derjenigen Strecke aufzutreten pflegt, welche während der Biegung noch im Wachsen begriffen ist, und dass der Ort der schärfsten Krümmung im Allgemeinen zugleich derjenige des lebhaftesten Wachsthums ist (Fig. 201). Es ist also das vorhandene Wachsthum, welches durch das einseitige Licht ungleich beeinflusst wird, was dann zum schiefen Wuchs und zur Krümmung führt.

Man hat früher geglaubt, das geförderte Wachsthum auf der Schattenseite durch beginnendes Etiolement, das gehemmte der Lichtseite durch die retardirende Wirkung erklären zu können, welche das Licht auch auf das geradlinige Wachsthum der Stengel ausübt (p. 203). Andere heliotropische Erscheinungen lassen diese Erklärung des Heliotropismus aber entschieden als unzutreffend erkennen. Einzellige glashelle Pilzfäden führen nämlich ebenfalls positive Krümmungen aus und bei diesen Gebilden ist doch von einer verdunkelten Seite keine Rede; im Gegentheil findet man bei mikroskopischer Betrachtung die der Lichtquelle abgewandte Seite der Pilzfäden durch die Strahlenbrechung aussergewöhnlich hell beleuchtet. Ganz besonders zeigt aber das Vorkommen negativ heliotropischer Krümmungen, dass es sich beim Heliotropismus um etwas ganz Anderes handelt als um einseitiges Etiolement, denn hier ist es ja gerade die vom Licht unmittel-

bar beschienene Seite, welche stärker wächst als die beschattete, obgleich das Licht das normale geradlinige Wachsthum auch dieser negativ heliotropischen Organe verlangsamt (Wurzeln, Rhizomorphen).

Aus alledem geht aber hervor, dass es gar nicht die Helligkeitsunterschiede an sich sind, welche die Ausführung der Krümmungen beherrschen, sondern dass die Richtung des die Organe durchsetzenden intensivsten Lichts maassgebend ist für die Ruhelage der heliotropischen Bewegungen. Das Licht wirkt dann als ein Bewegungsreiz, wenn es die Organe in anderer Richtung durchstrahlt, als es deren heliotropischer Ruhelage entspricht.

Die heliotropischen Bewegungen werden genau so wie die heliotaktischen Bewegungen frei beweglicher Schwärmer von den blauen und violetten Strahlen am stärksten hervorgerufen, während rothes und gelbes Licht nur eine äusserst schwache, oft gar keine heliotropische Wirkung erzielt. Nur dadurch, dass die roth-gelben und die blau-violetten Strahlen im Tageslicht stets zusammengehen, kann daher der Heliotropismus der Blätter ihrer Assimilationsthätigkeit zu Statten kommen. — In kurzen Zeiträumen intermittirendes Licht wirkt, gleich wie auf unser Auge, so auch auf die Pflanzen kräftiger ein, als gleichmässig andauernde Helligkeit.

Heliotropische Eigenschaften sind im Pflanzenreich weit verbreitet; selbst Organe, welche in ihrem Leben für gewöhnlich niemals mit Licht in Berührung kommen, wie die tiefsten Saugwurzeln der Bäume, besitzen oft heliotropische Reizbarkeit. Am häufigsten ist der positive Heliotropismus, welcher bei den oberirdischen Vegetationsachsen die Regel bildet. Viel seltener ist der negative Heliotropismus, welchen Luftwurzeln, zumal Kletterwurzeln (Epheu, Ficus stipulata, Begonia scandens u. a.), das hypocotyle Stammglied der keimenden Mistel, viele, aber nicht alle Erdwurzeln (Sinapis, Helianthus), Ranken (zumal die mit Haftscheiben) und die Stengel einzelner Kletterpflanzen besitzen. Die Luftwurzeln und die Klebranken werden als Haftorgane von Kletterpflanzen durch den negativen Heliotropismus der dunklen Unterlage zugeführt und derselben kräftig angepresst, und ähnlich verhält es sich mit dem Würzelchen der keimenden Mistel.

Negativ heliotropische (lichtabwendige) Krümmungen werden zuweilen nicht in der Region des stärksten Wachsthums ausgeführt, sondern an älteren, nur noch langsam wachsenden Stengeltheilen. Die Stengel der Kapuzinerkresse beispielsweise führen in der Region der stärksten Streckung positiv heliotropische Krümmungen aus, welche weiter unten am Stengel, bei abnehmendem Wachsthum der Zellen, in negativ heliotropische übergehen.

Der Transversal-Heliotropismus ist fast lediglich auf Blätter und blattartige Assimilationsorgane, wie Farn-Prothallien und den Thallus von Lebermoosen und Algen, beschränkt. Bei diesen Organen überwiegt, seinem Nutzen für die Assimilationsthätigkeit entsprechend, der transversale Heliotropismus alle anderen Bewegungsreize. So ist es möglich, durch Beleuchtung von unten, etwa mit Hülfe eines Spiegels, die Blattspreiten von Malven und Tropaeolum nach unten umzukehren. Zu den transversal-heliotropischen Bewegungen ist die Blattspreite selbst befähigt, ebenso der Thallus der Cryptogamen. Wo Blattstiele vorhanden sind, scheint der wachsende Theil derselben in seinen Bewegungen von der Spreite beeinflusst werden zu können, wie das für einzelne Fälle nachgewiesen ist.

In zu hellem Lichte kann die transversale Stellung der Blattflächen durch andere, den intensiven Lichtstrahlen mehr oder weniger gleichlaufende Lagen ersetzt werden. Indem auf sonnigen, trockenen Standorten unsere einheimische Lactuca Scariola und das nordamerikanische Silphium laciniatum ihre Blattflächen

derart dauernd senkrecht stellen, dass sie nur von den Strahlen der im Osten auf- und der im Westen untergehenden Sonne voll getroffen werden, dass aber die heissen Strahlen der Mittagssonne sie nur streifen, nehmen sie nach Stahl nothwendig die Richtung Nord-Süd ein und sind so zu den merkwürdigen „Kompasspflanzen" geworden. (Ueber die senkrechte Stellung der Phyllodien, denen die um 90° gedrehten, senkrecht gestellten Blätter mancher Myrtaceen und Proteaceen an die Seite zu stellen sind, vgl. p. 164.)

Besonderes Interesse verdient der Umstand, dass unter dem Einfluss äusserer Einwirkungen, wie auch auf verschiedenen Entwickelungs- und Altersstufen die heliotropischen Eigenschaften von Pflanzenorganen sich verändern können. Ganz wie wir das bei heliotaktischen Schwärmsporen gesehen haben, können sich auch höhere Pflanzen bei gewöhnlichem Lichte positiv, bei übermässiger Beleuchtung negativ heliotropisch verhalten. — Die jüngsten Sprosstheile vom Epheu und von der Kapuzinerkresse sind, wie erwähnt, positiv heliotropisch; die tieferen, älteren Stammglieder wenden sich aber vom Lichte ab. Die Blüthenstiele der Linaria cymbalaria sind zunächst stark positiv heliotropisch; nach der Bestäubung werden sie bei gleichzeitiger starker Verlängerung aber negativ heliotropisch und führen dadurch die jungen Samenkapseln zur Aussaat in die Mauer- und Gesteinsspalten ihres sonst unwirthlichen, steil abfallenden Standorts ein.

B. Geotropismus.

Dass die Stämme der Bäume und die Stengel der Kräuter aufwärts wachsen, die Wurzeln aber abwärts in den Boden eindringen, ist eine so allgemeine und zur Erfüllung ihrer Functionen so nothwendige Eigenschaft, dass sie uns fast selbstverständlich erscheint und dass — ähnlich wie bei der Entdeckung der Gravitation vor 200 Jahren — ein besonders geweckter Forschungsgeist dazu gehörte, nach der Ursache dieser gewohnten Erscheinung zu fragen. Die Beobachtung, dass allerorts auf der Erdkugel, auch auf schrägen Abhängen, sich die Stämme in die Lothrichtung einstellen, dass auch im dunklen Schooss der Erde diese Richtung von keimenden Samen und austreibenden Sprossen mit Sicherheit eingeschlagen wird, vor Allem aber die merkwürdige Erscheinung, dass ein aus der Lothlinie gewaltsam herausgebrachter Spross sich so lange energisch krümmt, bis er gerade wieder in der Lothrichtung (also im verlängerten Erdradius) steht, das Alles liess von vorn herein vermuthen, dass es sich hierbei wohl um nichts Anderes handeln könne als um eine vom Erdkörper selbst ausgehende Richtkraft. Der überall lothrechte freie Fall der Körper liess aber an die Schwerkraft denken. Wie richtig diese Vermuthung war, das bewies sofort der Erfolg, als man anfing, diese Frage experimentell in Angriff zu nehmen. Es war der englische Forscher Knight, welcher 1809 in genialer Weise den Beweis führte, dass Schwerkraftswirkungen (mit anderen Worten also die Richtung der Massenattraction) in der That die Wachsthumsrichtung der Pflanzen beeinflusst. Da Knight es nicht vermochte, die Pflanzen der überall wirkenden Schwerkraft zu entziehen und so den Beweis für deren Einwirkung zu erbringen, so führte er eine andere Massenbeschleunigung, nämlich die der Centrifugalkraft in die Experimente ein — eine Kraft, die zudem noch den Vortheil bot, dass sie nach Belieben gesteigert oder vermindert werden konnte. Knight benutzte in verticaler Ebene schnell rotirende Räder, auf denen er die Versuchspflanzen, auch keimende Samen, in den verschiedensten Lagen befestigte. Der Erfolg seiner Versuche war der, dass sich die sonst aufrecht wachsenden Stengel sämmtlich nach dem Mittelpunkt des Rades hin

richteten, die Wurzeln aber von diesem abwandten. An den in horizontaler Ebene rotirenden Rädern, wo neben der Centrifugalkraft auch die Schwerkraft noch einseitig einwirkte, nahmen Sprosse und Wurzeln eine bestimmte, von der Rotationsgeschwindigkeit abhängige Mittelstellung ein: Die Sprosse waren sowohl der Radachse zugekehrt wie auch etwas aufrecht gerichtet; die Wurzeln hatten sich von der Radachse abgewandt und waren dabei auch schräg abwärts gewachsen. Hier waren also Schwerkraft und Centrifugalkraft in ihrer Wirkung combinirt und kamen je nach ihrem Antheil an der Gesammtwirkung auch in der Richtung der Pflanzentheile zur Geltung. Ohne Zweifel ist es also die Gravitation der Erde, welche die Orientirung der Pflanzenglieder gegen die Erde bewirkt.

Es hat sich dann später herausgestellt, dass nicht nur die lothrechte Richtung der Stämme und Hauptwurzeln, sondern auch die schräge oder horizontale Lage der Seitenäste, der primären Seitenwurzeln und der Rhizome durch eine eigenartige Reaction gegen die Schwerkraft bestimmt wird.

Die Eigenschaft der Pflanzen gegen die Gravitationsrichtung eine bestimmte Lage anzunehmen und beizubehalten bezeichnet man als Geotropismus und spricht auch hier von positivem, negativem, von Diageotropismus und transversalem Geotropismus, je nach der Ruhelage, welche die Pflanzentheile gegenüber dem Erdmittelpunkt einnehmen. Eine weitere Form geotropischer Reizbarkeit, der Lateral-Geotropismus, ermöglicht den Schlingpflanzen das Winden.

Negativ geotropisch (erdabwendig) sind alle gerade aufrecht wachsenden Pflanzentheile, seien es Stengel, Stämme, Blätter (von Liliifloren), Blüthenschäfte, Blüthentheile oder Wurzeln (wie die senkrecht aus dem Schlamm oder der Erde aufsteigenden Athemwurzeln von Avicennien, Palmen u. a.). Werden derlei Organe aus ihrer aufrechten Lage herausgebracht, dann richten sie sich, so weit sie noch wachsthumsfähig sind, wieder auf. Wie beim Heliotropismus erfolgt die Krümmung durch das gesteigerte Wachsthum der einen und das verminderte Wachsthum der Gegenseite, und der Ort des stärksten Wachsthums ist im Allgemeinen auch hier derjenige der schärfsten Krümmung. Bei den negativ geotropischen Organen ist die erdwärts gelegene Flanke die geförderte, die oben liegende die gehemmte; die Folge ist eine Aufrichtung des freien wachsenden Endes. Hat dieses seine senkrechte Stellung wieder gewonnen, dann hört das einseitige Wachsthum auf und das Organ wächst geradlinig weiter.

Der Verlauf einer negativ geotropischen Bewegung ist abhängig: 1) von der Stärke des vorhandenen Wachsthums, 2) von der Empfindlichkeit des Organs. Ausserdem kommt für denselben noch in Betracht: 3) dass der Reiz der Schwerkraft am kräftigsten einwirkt, wenn der Gipfel des orthotropen Organs etwa um 135° von seiner Ruhelage abweicht: Je mehr die krümmungsfähige Zone sich dieser Lage nähert, desto stärker ist der Anstoss zur Bewegung. Dabei ist aber noch zu beachten, 4) dass die Reaction der Pflanze nicht sogleich mit dem Erlöschen des Reizes aufhört, sondern noch in der Pflanze nachwirkt, so, wie etwa ein augenblicklicher Lichtreiz in unserem Auge noch länger nachempfunden wird.

Aus diesen Punkten zusammen erklärt sich der thatsächliche Verlauf der geotropischen Richtungsbewegung, welche, wie Fig. 202 auf folgender Seite zeigt, keineswegs in einer einfachen sofort bleibenden Krümmung besteht. Die Nummern 1—16 stellen verschiedene Stadien der geotropischen Aufrichtung einer im Halbdunkel erwachsenen und in No. 1 horizontal gelegten Keimpflanze, etwas schematisirt, dar. Das Wachsthum in diesem Keimstengel ist am lebhaftesten dicht hinter den kleinen Keimblättchen und nimmt nach der Basis zu allmählich ab. Dicht hinter den Keimblättern beginnt daher auch die Krümmung und schreitet danach basalwärts

vor, bis sie an dem ausgewachsenen untersten Theil des Stengels angekommen ist. Theils durch dieses Fortschreiten der Krümmung nach hinten, theils aber durch Nachwirkung in den Gipfeltheilen erfolgt dort ein Ueberbiegen nach rückwärts über die Vertikale hinaus (Fig. 202 No. 7). Die Folge dieser Ueberbiegung ist dann dort eine im entgegengesetzten Sinne erfolgende Krümmung. So biegt sich der Stengel unter dem Einfluss der Reizwirkung hin und her, bis er schliesslich auf seiner ganzen wachsenden Strecke gerade aufgerichtet und der einseitigen Reizung entzogen ist. (Das geschilderte Ueberbiegen über die Vertikale ist beispielsweise leicht zu beobachten bei kräftig wachsenden Luftsprossen von Hippuris vulgaris.) Aehnliche Erscheinungen wie die hier geschilderten treten übrigens, wenn auch nicht so ausgesprochen wie beim Geotropismus, aus denselben Gründen bei allen paratonischen Wachsthumskrümmungen auf. Bei anderer Vertheilung und Schnelligkeit des Wachsthums, anderer Anfangsstellung, Empfindlichkeit, Steifheit und Dicke des Organs gestaltet sich das Bild entsprechend etwas abweichend von dem in der Figur dargestellten.

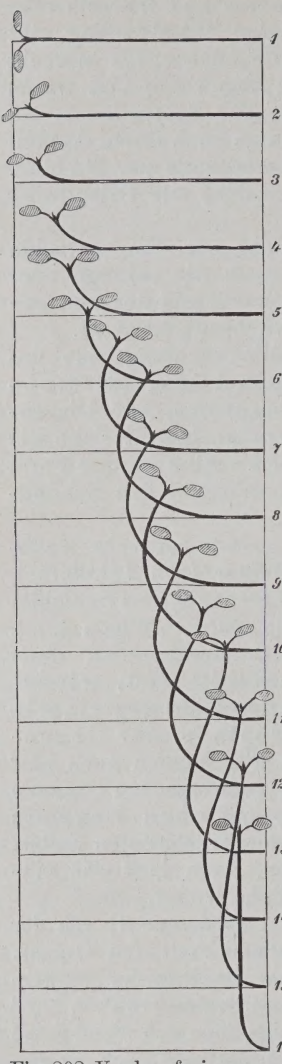

Fig. 202. Verlauf einer geotropischen Bewegung. Die Figuren *1*—*16* bezeichnen auf einander folgende Stadien der geotropischen Krümmung einer im Halbdunkel erwachsenen Keimpflanze. Dieselbe bei *1* horizontal gelegt, bei *16* wieder völlig aufgerichtet. Für die Zwischenstadien vergleiche den Text. Schematisirt.

Positiver Geotropismus wird vornehmlich bei Pfahlwurzeln, bei vielen Luftwurzeln und den bei der Keimung in den Boden eindringenden Blattscheiden der Keimblätter mancher Monocotylen beobachtet. Alle diese Organe erreichen die senkrechte Richtung nach abwärts aus jeder anderen Stellung und behalten sie dauernd bei. Früher glaubte man, dies geschehe lediglich durch ihr eigenes Gewicht und die Nachgiebigkeit ihrer Gewebe. Man weiss jetzt aber, dass das keineswegs der Fall ist, sondern dass die positiv-geotropischen Bewegungen wie die negativ-geotropischen durch aktives Wachsthum, das unter Umständen mit der ganzen Gewalt des Turgors sich äussert, erreicht wird. Das Eindringen einer sich abwärts krümmenden Wurzelspitze in das specifisch viel schwerere Quecksilber und das Ueberwinden eines, das eigene Gewicht weit übertreffenden Gegendrucks beweisen unwiderleglich, dass es beim positiven Geotropismus sich ebenfalls um aktive Wachsthumsvorgänge handelt. Die positiv-geotropischen Krümmungen kommen aber dadurch zu Stande, dass die vom Erdkörper abgewandte, oben liegende Seite stärker wächst, als die der Erde zugewandte, unten liegende Seite. Das geradlinige Wachsthum wird dabei nach den Untersuchungen von Sachs auf der oberen Seite gefördert, auf der unteren noch bedeutender gehemmt. So zeigte beispielsweise eine horizontal gelegte Keimwurzel von Vicia Faba, welche bei senkrechtem Wuchse abwärts sich allseitig um 24 mm verlängerte, auf ihrer oberen Seite ein Wachs-

thum von 28 mm, auf der unteren von nur 15 mm. Eine sich um 20 mm geradlinig verlängernde Wurzel der Castanea vesca wies unter ähnlichen Umständen oben ein Wachsthum von 28, auf der Unterseite ein solches von nur 9 mm auf. Fig. 203 wird das Gesagte an einer horizontal gelegten und mit Tuschemarken versehenen Wurzel der Feldbohne leicht veranschaulichen. Man sieht hier, wie bei der Abwärtskrümmung die Marken auf der Oberseite weiter aus einander rücken als es auf der unteren Seite der Fall wäre und bemerkt, dass auch hier die Krümmung in der Region des stärksten Wachsthums am schärfsten war. Da die wachsende Strecke bei den Wurzeln, wie erwähnt, sehr kurz ist, so finden hier keine so bedeutenden Ueberbiegungen statt wie sie bei den negativ-geotropischen Stengeln vorkommen.

Diageotropisch sind die meisten Seitenzweige und die Seitenwurzeln erster Ordnung, während Zweige und Wurzeln höherer Ordnung oft nach allen Richtungen von ihrem Mutterorgan abstehen. Diageotropische Organe sind in der Ruhelage, nicht wenn ihre Längsachse mit der Richtung der Gravitation zusammenfällt, sondern wenn diese einen bestimmten Winkel mit der Lothrichtung bildet. Aus ihrer normalen Neigung entfernt, suchen sie dieselbe mittels Krümmungen wieder auf. Ein besonderer Fall von Diageotropismus liegt in der zur Gravitation rechtwinkeligen (horizontalen) Lage von Organen vor. Es sind besonders Rhizome und Stolonen, welche solchen Transversal-Geotropismus zeigen und welche aus jeder anderen Stellung mit der fortwachsenden Spitze immer wieder in die wagerechte Lage zurückkehren.

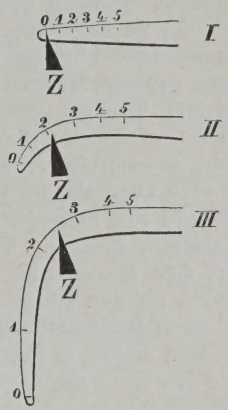

Fig. 203. Geotropische Krümmung einer Wurzel (Keimwurzel von Vicia Faba). *I* Die vorher senkrecht abwärts gewachsene Wurzel wagrecht gelegt und mit Tuschemarken versehen. *II* Dieselbe Wurzel nach 7 Stunden. *III* Dieselbe Wurzel nach 23 Stunden, wieder senkrecht abwärts gerichtet. *Z* ein fester Index. Nach Sachs.

Eine besondere Art der geotropischen Orientirung tritt bei den dorsiventralen Organen auf. Diese sind im Gegensatz zu radiären Organen, wie den meisten Wurzeln und Stengeln, nicht ringsum gleichmässig ausgebildet, sondern zeigen zwei, auch äusserlich meist auffallend verschiedene Seiten, die man als Rücken- (Dorsal-) und Bauchseite (Ventralseite) unterscheidet, weil die eine nach oben, die andere nach unten gerichtet wird. Allgemeine Beispiele für dorsiventralen Bau bieten die meisten Laubblätter der Dicotylen und die zygomorphen Blüthen (Antirrhinum, Aconitum etc.). Alle diese Organe bilden, ebenso wie die radiären diageotropischen, einen bestimmten Winkel mit der Lothlinie, sind aber dabei nur dann auch in der Ruhelage, wenn gleichzeitig die Dorsalseite obenauf, die Ventralseite unten sich befindet, während es bei radiären Organen nicht darauf ankommt, welche Flanke gerade oben liegt, wenn nur die Organachse die richtige Neigung hat. Liegt aber trotz richtiger Neigung der Längsachse die Dorsalseite unten, dann verlängert diese letztere sich so weit, bis sie durch die zunehmende Krümmung obenhin gelangt ist.

Bei der Orientirung dorsiventraler Organe aus abnormen Lagen treten häufig Torsionen auf. Diese entstehen nothwendig, wenn die geotropisch im Bogen aufgerichteten und dadurch der Mutterachse zugebogenen Organe sich vermöge ihrer Aussenwendigkeit (Exotropismus) von dieser ab wieder nach aussen wenden. Die Drehung der Fruchtknoten vieler Orchideen, der Blüthen von Lobe-

liaceen, der Blattstiele an allen hängenden oder schräg gestellten Zweigen, wie auch die Umdrehung der ursprünglich verkehrt (mit dem Palissadenparenchym nach unten) angelegten Blätter der Alstroemerien und des Allium ursinum sind bekannte Beispiele für regelmässig auftretende Orientirungstorsionen.

Die Schlingpflanzen. Eine ganz eigenartige und erst in den letzten Jahren recht erkannte geotropische Bewegung tritt, neben den schon erwähnten und bekannteren geotropischen Eigenschaften, bei den Schlingpflanzen auf und befähigt diese zum Winden um aufrechte Stützen. Diese Bewegung beruht auf der geotropischen Wachsthumsförderung einer seitlichen Kante (nicht der oberen oder der unteren, wie bei positivem und negativem Geotropismus), so dass die geotropische Krümmung in Folge dieses Lateralgeotropismus in horizontaler Ebene erfolgt und zur kreisenden Bewegung des Sprossgipfels führt. — Die Schlingpflanzen, welche in den verschiedensten Pflanzenfamilien auftreten, besitzen Sprosse, welche nicht befähigt sind aus eigener Kraft sich aufrecht zu erhalten, obwohl ihnen der aufrechte Wuchs ein Bedürfniss ist. Die aufrechten Stengel und Stämme anderer Pflanzen, welche sich oft mit Aufwand grosser Mengen von assimilirter Substanz (Holz, Sklerenchym) zu aufrechtem Wuchse gefestigt haben, werden von den Schlingpflanzen benutzt, um an ihnen die eigenen Assimilationsorgane in freier Luft und in freiem Licht auszubreiten. Die Ausnutzung fremder Assimilationsgerüste, also eines fremden Capitals von Trockensubstanz und Lebensthätigkeit, haben die Schlingpflanzen mit anderen Kletterpflanzen, wie den Rankenpflanzen und Wurzelkletterern, gemein. Sie erreichen ihr Ziel aber nicht durch die Vermittelung seitlicher Haftorgane, sondern durch schlangenartiges Winden ihrer Hauptachsen an den Stützen hinauf. Die ersten aus dem Samen oder aus unterirdischen Reservestoffbehältern sich entwickelnden Stengelglieder der Schlingpflanzen stehen in der Regel noch aufrecht. Bei weiterem Wachsthum krümmt sich das freie Ende aber aktiv seitwärts über und nimmt diageotropisch eine mehr oder weniger schräge oder wagerechte Stellung an. Zugleich aber beginnt der so geneigte Gipfel wie ein Uhrzeiger sich im Kreise zu drehen, entweder linksum oder rechtsum. Das ist die Bewegung, welche man früher als eine autonome Bewegung ansah und welche man daher zu den rotirenden Nutationen zählte, die man aber zum Unterschied von diesen jetzt besser als kreisende Bewegung bezeichnet. Der Ausdruck „Nutation" ist hier nämlich nicht zutreffend, da man hierunter ausschliesslich autonome Bewegungen versteht. Die rotirende Bewegung der Schlingpflanzen ist aber eine auf äussere Einwirkung erfolgende, nämlich eine geotropische Bewegung. Sie kommt, wie erwähnt, dadurch zu Stande, dass in den jungen übergeneigten Stengelgliedern entweder die linke oder rechte Flanke im Wachsthum geotropisch gefördert wird. Die Folge davon ist eine Bewegung nach der anderen Seite hin; durch den bogenförmigen Zusammenhang des kreisenden Gipfels mit den unteren aufgerichteten Stengelgliedern führt diese Bewegung mechanisch nothwendig zu einer gleichsinnigen Drehung des rotirenden Gipfels um seine eigene Längsachse. Diese Achsendrehung ist die Auflösung der mit einer solchen Drehung sonst nothwendig verknüpften Torsion (was jeder die Bewegung nachahmende Versuch mit einem Gummischlauch oder Seil sofort klar macht). Der Gipfel schwingt also wie ein Uhrzeiger im Kreise herum und dreht sich gleichzeitig, wie die Achse, auf welcher der Uhrzeiger sitzt, um sich selbst. Durch dieses Drehen um sich selbst kommen aber immer neue Seitenkanten in die reizempfängliche Flankenstellung und die einmal begonnene rotirende Bewegung setzt sich damit, ohne eine Ruhelage zu erlangen, fort.

Ohne den maassgebenden Einfluss der in ihrer Richtung constanten Gravitation auf den Verlauf der kreisenden Bewegung wäre ein dauerndes gleichsinniges

Umwinden der Stützen kaum denkbar. Es hat deshalb seinen guten Grund, dass die kreisende Bewegung eine bestimmt orientirte geotropische und nicht eine autonome Nutationsbewegung ohne bestimmte Wirkungsrichtung ist. Der Lateral-Geotropismus ist also eine physiologische Grundbedingung des Windens und das Bestehen der Schlingpflanzen als solcher ist von dieser eigenartigen Form des Geotropismus durchaus abhängig. Diese Abhängigkeit bringt es aber auch mit sich, dass nur aufrechte oder schwach geneigte Stützen umschlungen werden können. Es ist das zwar eine Beschränkung im Winden, aber eine solche, die für die Erreichung freier Luft und freien Lichts der Pflanze nur von Vortheil ist.

Wenn irgendwo in dem vom Gipfel der Schlingpflanzen erreichbaren Umkreis sich eine aufrechte Stütze befindet, dann wird sie durch das Kreisen desselben unfehlbar aufgefunden. Die Gipfeltheile, welche durch die, längere Zeit klein bleibenden Blättchen in ihren Bewegungen möglichst wenig gehemmt werden, legen sich durch ihren Lateral-Geotropismus der Stütze an und die nächsten Rotationen der zuwachsenden Gipfeltheile erfolgen dann statt in freier Luft um die Stütze herum, die dadurch umwunden wird. Ist die Stütze dünn, dann schliessen die ersten flach verlaufenden Windungen noch nicht völlig an. Das geschieht erst dadurch, dass in diesen flach verlaufenden Stengelgliedern später negativer Geotropismus auftritt. Dieser sucht die flachen Windungen des Stengels steil aufzurichten und aus ihnen einen geraden aufrecht stehenden Stengel zu machen, wie das besonders schön bei freien Windungen, wo die Windebewegung ausnahmsweise ohne Stütze verläuft (Fig. 204), zu sehen ist. Der angestrebten Geradestreckung des Stengels setzt sich aber die Stütze als Hinderniss entgegen und so kommt es denn, dass die durch den negativen Geotropismus steiler werdenden Windungen der Stütze fest angepresst werden und nicht so leicht davon abgleiten. Bei vielen Schlingpflanzen wird der feste Halt durch die Rauheit ihrer Oberflächen (durch Haare, Borsten, Haken, Riefen) noch erhöht. Die in den älteren Stengeltheilen der Schlingpflanzen auftretenden autonomen Torsionen tragen ebenfalls zur Befestigung, zumal kantiger Stengel, an der Stütze bei. — Sowohl das Umwinden wie das Festfassen der Stützen erfolgt bei den Schlingpflanzen demnach durch geotropische Wachsthumsvorgänge, nicht wie bei Ranken durch Berührungsreize.

Ausser den eben genannten nachträglichen Torsionen tritt eine, durch die Aufrichtung der flachen Windungen mechanisch bedingte Torsion nothwendig auf, die so weit zu einer bleibenden wird, als sie nicht durch freies Nachgeben der Gipfeltheile völlig ausgeglichen werden kann. (Diese Art der Torsion lässt sich an einem Kautschukschlauch, den man zunächst in horizontaler Ebene aufrollt, dessen eines Ende man sodann bis zur Geradstreckung des Schlauches emporhebt, leicht beobachten, zumal wenn man den Schlauch auf seiner convexen Seite mit einem Längsstrich versehen hat. — Auf die Zuhülfenahme solch' einfacher Modelle für das Verständniss rein mechanischer Vorgänge bei Schlingpflanzen muss überhaupt verwiesen werden, denn solche Vorgänge lassen sich besser durch unmittelbare Anschauung als aus einer Beschreibung begreifen.)

Ihre Art zu winden gestattet den Schlingpflanzen nur das Umschlingen dünner oder mässig dicker Stützen. Darin liegt wieder eine Einschränkung in ihrer Lebensführung vor, aber auch hier ist diese Einschränkung nützlich. Das Umwinden dicker Stämme mit schattigen Kronen würde die Pflanze, die mit Hülfe ihrer sehr langgestreckten Internodien möglichst bald freies Licht erreichen muss, in sehr ungünstige Verhältnisse bringen.

Die Richtung, welche die kreisende Bewegung einschlägt, ist bei den meisten Schlingpflanzen constant und demgemäss ist es auch die Windungsrichtung. Die meisten Schlingpflanzen (Convolvulus, Phaseolus, Pharbitis etc.)

sind Linkswinder; von oben besehen, laufen die Windungen von Nord über West, Süd und Ost nach Nord, also umgekehrt wie der Uhrzeiger. Von der Seite gesehen steigen die Windungen an der Stütze von links unten nach rechts oben an (Fig. 205). — Seltener sind die Pflanzen, welche stets rechtsum winden, deren Windungen also von Nord über Ost, Süd, West verlaufen. Die bekanntesten Rechtswinder unserer Heimath sind der Hopfen, das Geisblatt und Polygonum Convolvulus. Als Beispiel ist in Figur 206 ein Myrsiphyllum gewählt, an dem besonders das Kleinbleiben der Seitenglieder und die starke Streckung der jungen Internodien der Hauptachse auffällt. Sehr wenige Pflanzen winden abwechselnd rechts und links. Dahin gehören

Fig. 204. Der Gipfel einer über die Stütze hinausragenden Schlingpflanze (Ipomoea purpurea), welcher sog. freie Windungen gebildet hat. Aus Detmer physiol. Pract.

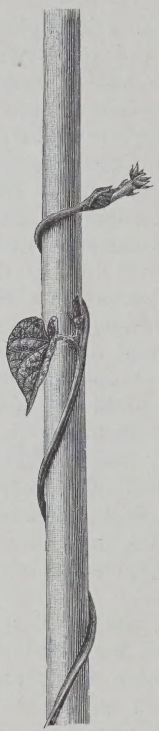

Fig. 205. Der Gipfeltheil einer linkswindenden Schlingpflanze (Pharbitis hispida, eine Convolvulacee). Die oberen Blätter lange Zeit klein bleibend.

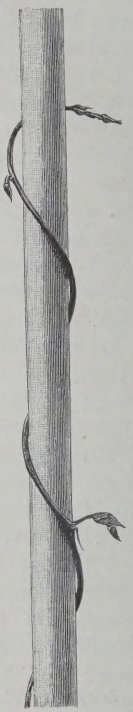

Fig. 206. Der Gipfeltheil einer rechtswindenden Schlingpflanze. Junger Trieb von Myrsiphyllum asparagoides. An den kurzen Seitentrieben junge Phyllocladien.

Blumenbachia lateritia, Hibbertia dentata und Scyphantus; auch das nur selten und unter besonderen Umständen windende Solanum Dulcamara zeigt eine ähnliche Unbeständigkeit in der Windungsrichtung.

Wenn der Gipfel einer linkswindenden Pflanze nach Norden gerichtet ist, so ist es die östliche Flanke, welche geotropisch gefördert wird; bei einer rechtswindenden Pflanze ist dagegen die westliche Flanke die geförderte. Dass hier entgegengesetzte Seiten den Wachsthumsreiz erfahren, ist aber nicht auffallender als der Gegensatz des Verhaltens bei positivem und negativem Geotropismus und kann durch Verschiedenheiten in der Anordnung der reizempfänglichen Structuren (durch ihre inverse Stellung) innerhalb der Organe erklärt werden.

Hieraus lässt sich auch verstehen, dass der Gipfel einer, samt der Stütze nach unten gekehrten Schlingpflanze sich von der Stütze abwickeln muss. (Ueber das Verhalten der Schlingpflanzen am Klinostat vgl. p. 231.)

Das Verhalten der Grasknoten. Alle bislang betrachteten Beispiele geotropischer Bewegungen fanden nur in wachsenden Strecken der Pflanzen statt und kamen durch das in seinem Verlauf einseitig veränderte Wachsthum zu Stande, gleichgültig ob es einzellige oder mehrzellige Organe waren. Durch einseitig stärkeres Wachsthum des Cambiums und der jungen secundären Gewebe können sogar verholzte Zweige sich so krümmen. Selbst mehrjährige Zweige, zumal von Coniferen, vermögen so, wenn auch langsame, geotropische Krümmungen auszuführen. Die Knoten der Gräser zeigen andererseits, dass auch ruhende Gewebe durch Schwerkraftreize zum Wachsen angeregt werden können. Die an den Halmen der Gräser sichtbaren Anschwellungen sind, wenigstens bei den meisten Gräsern, keine eigentlichen Knoten im Sinne der Morphologie, sondern polsterartige Verdickungen der Blattscheiden über ihrer Ansatzstelle. Der von diesen umschlossene Stengel ist dort äusserst weich und biegsam. Wird ein Grashalm horizontal gelegt, was im Freien durch Sturm und Regen nicht selten geschieht, dann beginnt ein kräftiges Wachsthum auf der Unterseite der Knoten, wobei sie häufig noch mehr anschwellen. Da die Oberseite während dessen kein Wachsthum zeigt, sondern oft noch durch Pressung und Wasserverlust verkürzt wird, so werden die Halme an den Knoten wie an Gelenken rasch wieder aufgerichtet (Fig. 207). Mit Hülfe dieses Vorgangs erhebt sich z. B. das gelagerte Getreide wieder. — Aehnlich den Grasknoten verhalten sich hierin die echten Knoten von Dianthus bannaticus; die Knoten anderer grasähnlicher Nelken, sowie die der Polygonaceen (Polygonum, Rumex) und Commelinaceen (Tradescantia), versehen zwar dieselben Dienste, jedoch nur so lange sie noch schwach in die Länge wachsen.

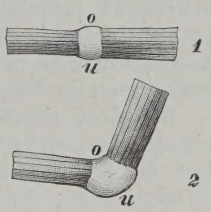

Fig. 207. Geotropische Aufrichtung eines Grasknotens. *1* Der vorher aufrechte Knoten horizontal gelegt. *2* Die Unterseite *u* stark verlängert, die Oberseite *o* unverlängert (sogar etwas verkürzt). Die dadurch bedingte Krümmung hat das jüngere Halmstück um etwa 75° emporgerichtet.

Wie beim Heliotropismus, so beobachtet man auch Umwandlungen im Geotropismus der Pflanzenorgane. Es sind auch hier sowohl innere wie äussere Einflüsse, welche diesen Wechsel herbeiführen. Sehr verbreitet ist, wie VÖCHTING nachwies, die Aenderung der geotropischen Lage während der fortschreitenden Entwickelung von Blüthenknospen, Blüthen und Früchten (Knospen und Blüthen von Papaver, Blüthen und Früchte von Aquilegia, Delphinium, Aconitum; das Eingraben der Früchte von Trifolium subterraneum, von Arachis hypogaea u. dergl. m.). Von äusseren Einwirkungen sind zu nennen Luftabschluss bezw. Sauerstoffmangel, welcher Wurzeln und Rhizome negativ geotropisch machen kann; vor Allem sind es aber Lichtwirkungen, die vornehmlich bei Rhizomen und Laubblättern die geotropische Reizbarkeit zu Gunsten der Lichtstellung verändern oder schwächen können.

C. Hydrotropismus, Caloritropismus und andere Tropismen.

Die Beleuchtung und die Lage zum Erdkörper sind nicht die einzigen Verhältnisse der Aussenwelt, welche für die Lebensfunctionen der Pflanzen in Betracht kommen, wohl aber die allgemeinsten. Daher sind der Heliotropismus und der Geotropismus auch die verbreitetsten Bewegungserschei-

nungen. Wo in der Lebensweise von ganzen Pflanzen oder deren Theilen noch andere Kräfte oder Stoffe der Aussenwelt eine bedeutsame Rolle spielen, da finden wir aber auch diesen anderen Einwirkungen gegenüber meist eine, den Bedürfnissen entsprechende Reizbarkeit ausgebildet. Die Wurzeln werden in trockener Erde nach feuchteren Stellen hin abgelenkt, indem ein einseitiges Mehr von Wasserdampf sie veranlasst, sich nach diesem hin zu krümmen. Das geschieht so energisch, dass sie aus ihrer geotropischen Ruhelage durch diesen positiven Hydrotropismus erheblich abgelenkt werden können. Umgekehrt fliehen die Sporangienträger vieler Schimmelpilze die Feuchtigkeit und verdanken es diesem negativen Hydrotropismus, dass sie schnurgerade aus ihrem feuchten Substrat, sei es nach oben, seitwärts oder nach unten, zur Sporenaussaat herauswachsen. Der chemotaktischen Reizbarkeit der Bacterien und Spermatozoiden entprechend, führen Wurzeln, Pilzfäden und Pollenschläuche positiv oder negativ chemotropische Krümmungen aus, die je nach der Concentration der Lösung wechseln können, derart, dass ein anlockender Stoff bei höherer Concentration abstossend zu wirken vermag. Thermotropismus (auf Wärmereize), Rheotropismus (durch die Strömungsrichtung im Substrat) und der eigentlich zum Chemotropismus gehörige Aërotropismus sind weitere Reizerscheinungen, die man u. a. noch festgestellt hat und die alle zu gewissen Lebensbedürfnissen in Beziehung stehen.

Bei dem ebenfalls festgestellten Elektrotropismus ist eine derartige Beziehung aber nicht zu erkennen, da die Einstellung wachsender Pflanzentheile gegen die Richtung elektrischer Ströme bezw. Wellen für ihr Gedeihen kaum je in Betracht kommt; das Bestehen dieser Eigenschaft zeigt vielmehr, dass in der Pflanze auch Reizbarkeiten vorhanden sein können, aus denen für gewöhnlich kein Nutzen gezogen wird, die also auch nicht durch natürliche Zuchtwahl erworben sein können.

D. Die Methode der langsamen Drehung. Der Klinostat.

Bei allen den angeführten Wachsthumskrümmungen handelt es sich um einseitige Reize, deren Ausgangspunkt die Richtung der Bewegungen, wie auch die der Ruhelage, bestimmte. Allseitig gleiche Einwirkung kann bei allseitig gleicher Reactionsfähigkeit der Organe keine Krümmungen veranlassen. Die Krümmung muss aber auch unterbleiben, wenn man die Pflanze gegenüber einseitig wirkenden Reizen gleichmässig und so rasch dreht, dass es auf keinem Punkte zu einer ausgesprochenen Krümmung kommen kann. Dann ist keine Seitenkante vor der anderen bevorzugt, sie werden alle gleichmässig gefördert oder gehemmt und trotz einseitiger Aussenwirkung bleibt der Pflanzentheil gerade. Für Forschungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Richtungsbewegungen ist die von Sachs eingeführte Untersuchungs-Methode der langsamen Drehung deshalb von grosser Bedeutung. Sie gestattet, auch bei einseitigem Licht heliotropische Bewegungen auszuschliessen, ohne dass man nöthig hat, die Pflanze dem nachtheiligen Einfluss dauernder Finsterniss auszusetzen, oder für die äusserst schwer zu erfüllende Bedingung allseits gleicher Beleuchtung zu sorgen. Ganz besonderen Werth hat diese Methode aber für die Untersuchung von Schwerkraftswirkungen gewonnen, da wir die Schwerkraft nicht wie das Licht, oder wie bestimmte Temperaturen, Sauerstoff u. s. w. beliebig auszuschalten vermögen.

Werden Pflanzen an wagerechter Achse langsam gedreht, dann ist die einseitige Schwerkraftswirkung für dieselben aufgehoben und bei allseitig gleich reagirenden Pflanzentheilen werden geotropische Krümmungen damit ausgeschlossen. Die Drehung der genau

wagerecht gestellten Achse geschieht am besten durch ein ruhig gehendes Uhrwerk und ein so gebauter Apparat wird als Klinostat bezeichnet. Dass in der That die geotropischen Krümmungen radiärer Pflanzentheile am Klinostat ausbleiben, kann als eine bemerkenswerthe Ergänzung der Knight-schen Versuche und als ein weiterer Hinweis dafür angesehen werden, dass die Schwerkraft der Erde jene Krümmungen veranlasst. — Hat man auch die in der Richtung der Klinostatachse wirkenden einseitigen Reize ausgeschlossen, dann führen radiäre Pflanzentheile am Klinostat nur noch autonome, aus inneren Ursachen erfolgende Bewegungen aus, von denen hauptsächlich epinastische und hyponastische Krümmungen (p. 216) sowie der Rückgang etwaiger, kurz vorher paratonisch erfolgter Krümmungen durch Geradstreckung, in Betracht kommen (Autotropismus).

Nicht zu verwechseln mit autonomen Krümmungen sind die Bewegungen, welche dorsiventrale Organe in Folge ihrer ungleichseitigen Reizbarkeit auf dem Klinostaten ausführen müssen. Die eigenartige Reizbarkeit der Dorsalseite (p. 225) bedingt es bei Laubblättern und zygomorphen Blüthen, dass dieselbe bei der Drehung länger, in Folge dessen auch stärker geotropisch gefördert wird als die Ventralseite; daraus entstehen aber Krümmungen, die ganz wie epinastische aussehen und in der That lange dafür gehalten wurden. — Lässt man Schlingpflanzen am Klinostat rotiren, so hört die kreisende Bewegung auf, die noch wachsthumsfähigen jüngsten Windungen wickeln sich ab, der Stengel streckt sich gerade und vollführt nur noch unregelmässige Nutationen. Aus diesem Verhalten geht aber deutlich hervor, dass das Winden, zumal auch die kreisende Bewegung bei demselben, auf geotropischen Bewegungen beruht.

E. Krümmungen durch Contactreize.

Das pflanzliche Protoplasma ist gleich dem thierischen empfindlich für Berührung, Stoss und Reibung. Das geht aus dem Verhalten freier pflanzlicher Plasmakörper, der Spermatozoiden, Schwärmsporen, Plasmodien und Amöben, aber auch aus Erscheinungen an behäuteten Zellen und ganzen Organen hervor, welche durch mechanische Einwirkungen in ihren Functionen bis zu gänzlichem Absterben gestört werden können.

Diese wohl ganz allgemein verbreitete Empfindlichkeit des pflanzlichen Protoplasmas gegen mechanische Einwirkungen wird von einer Reihe von Pflanzen verwerthet, um auf Berührungsreize hin Bewegungen auszuführen, die zum Umklammern der berührten Körper führen. Es ist eine grosse Zahl von Kletterpflanzen, welche diese Fähigkeit ausgebildet hat und sie benutzt, um sich an fremden Gegenständen, besonders an dem Gezweig anderer Pflanzen, aufzurichten und so die eigenen Assimilations- und Fructificationsorgane an fremden Gerüsten auszubreiten. Bei den Schlingpflanzen, welche denselben Vortheil ausnutzen, ist die Hauptachse selbst thätig, indem sie mit Hülfe ihrer kreisenden Bewegung und der darauf folgenden erdabwendigen Streckung die Stütze umfasst; denn bei der Ausführung dieser geotropischen Bewegungen stemmt sich die Hauptachse fest gegen die Stütze als gegen ein Hinderniss ihrer Geradstreckung. Ganz andere Verhältnisse finden wir bei den jetzt zu betrachtenden Kletterpflanzen. Da ist es zunächst nicht die Hauptachse, welche die Stütze umklammert, sondern es sind Seitenorgane von verschiedenem morphologischen Charakter (vgl. p. 21, 29, 30), welche die Befestigung besorgen, und welche dabei entweder ihrer normalen Leistung und Ausbildung (als Laubblätter, Laubsprosse, Blüthensprosse) noch treu geblieben sind, oder aber, wie dies meist der Fall ist, als typische „Ranken“ sich entwickelten, um ausschliesslich und in vollkommenster Weise

der Anklammerung zu dienen. Die Stütze wirkt dabei nicht als Hinderniss für die Ausführung vorhandener Bewegungen, sondern veranlasst durch ihre Berührung erst eine entsprechende Krümmung. Die einseitige Berührung mit einem festen Körper wirkt auf das Wachsthum der rankenden Organe in der Weise ein, dass sie die Streckung an der berührten Seite hemmt, während die der gegenüber liegenden Seite gefördert wird. Die Folge davon ist eine scharfe Krümmung, durch welche die Ranke um die Stütze gewickelt wird. Dies geschieht aber natürlich um so rascher und leichter, je dünner die Ranke und je kräftiger ihr Wachsthum ist. Da die Krümmung nach dem Anlegen der Ranke an die Stütze sich noch zu steigern strebt, so wird die letztere derart fest umwickelt, dass an weichen Körpern wie z. B. an weichen Stengeln oder Gummischläuchen, tiefe Eindrücke entstehen können.

Bei den vollkommensten Ranken, deren Lebenserscheinungen nun näher betrachtet werden sollen, bleibt die Krümmung nicht local auf den unmittelbar gereizten Theil beschränkt. Ganz abgesehen davon, dass durch das Umwickeln der Stütze immer weitere Stellen der Ranke mit jener in Berührung kommen und dadurch neu gereizt werden, pflanzt sich die Krümmung auch auf solche Regionen fort, welche keine Berührung erfahren hatten. Dadurch wird nicht nur die ganze Rankenspitze rascher um die Stütze gerollt, sondern auch der zwischen Stütze und Muttersprosse ausgespannte freie Theil der Ranke sucht sich zu krümmen. Da er aber zwischen zwei festen Punkten liegt, so führt sein Krümmungsbestreben nothwendig zu seiner spiralfederartigen Aufrollung. Mit der spiraligen Aufrollung ist aber immer eine Torsion verbunden, und da eine solche zwischen festen Endpunkten nicht in einer Richtung möglich ist, so erfolgt aus rein mechanischen Gründen die Aufrollung theils linksum, theils rechtsum. Dazwischen treten Wendepunkte auf, derart, dass gleich viel Windungen rechtsum und linksum sich in der Torsion ausgleichen. Fig. 208 stellt eine Ranke von Sicyos dar, deren längster Zweig eine Stütze umfasst und sich bereits aufgewunden hat mit einem Wendepunkt in der Spirale bei x. Durch diese spiralige Rollung wird der Stengel der Kletterpflanze nicht nur näher an die Stütze heran gezogen, sondern auch daran elastisch aufgehängt und vor dem Abreissen durch plötzliche Erschütterung geschützt.

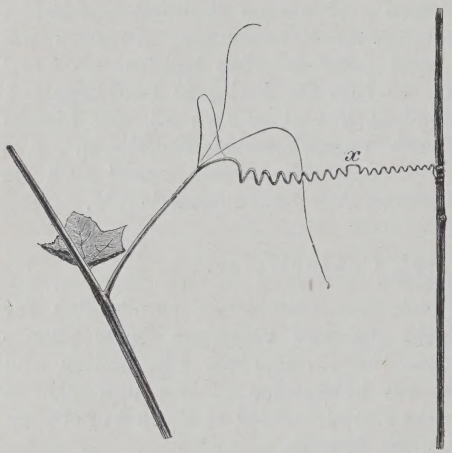

Fig. 208. Stengelstück mit Ranke von Sicyos angulatus, einer Cucurbitacee. Ein Rankenast hat mit seiner Spitze die aufrechte Stütze rechts erfasst und seine freie Strecke bereits spiralig aufgerollt. Bei x Wendepunkt der Aufrollung.

Auch in der anatomischen Ausbildung der Ranken treten, nachdem sie eine Stütze erfasst haben, sehr vortheilhafte Veränderungen auf. Die junge Ranke, welche in der Knospenlage meist aufgerollt war, zeigte nach ihrer Streckung lebhafte Nutationen, wodurch die Wahrscheinlichkeit, eine Stütze zu treffen, sehr erhöht wurde. Während dieser ganzen Zeit blieb sie dünn, biegsam und weich, ihre Turgorfestigkeit wurde,

zumal nach der Spitze zu, nur von Collenchym unterstützt. In diesem Zustand war sie leicht zerreissbar und nicht besonders tragfähig. Diese Eigenschaften ändern sich aber bald, nachdem die Ranke gefasst hat. Dann tritt oft eine erhebliche Verdickung, Verbreiterung und Erhärtung der umklammernden Theile ein, während die Zugfestigkeit des freien Theiles durch Verholzung und Sklerenchymbildung so erhöht wird, dass die Ranke nunmehr, ohne Schaden zu leiden, oft eine Last von mehreren Kilo zu tragen vermag. Diejenigen Ranken dagegen, welche keine Stütze gefunden haben, pflegen zu verkümmern und abzufallen, nachdem sie sich oft von selbst noch eingerollt haben.

Die Ranken mancher Pflanzen sind allseitig reizbar und krümmungsfähig (Cobaea, Cissus), andere sind nur auf ihrer Unterseite reizbar (die Ranken der Cucurbitaceen u. a. mit eingekrümmtem Gipfel), wieder andere besitzen ausserdem reizbare Flanken (Mutisia). Einige Ranken fassen sehr rasch (Passiflora, Sicyos, Bryonia), andere sind sehr träge (Smilax, Vitis).

Von grosser Wichtigkeit für die Function der Ranken ist der Umstand, dass sie nach Pfeffer's Untersuchungen nicht durch jeglichen Anstoss, sondern nur durch die Berührung mit den Unebenheiten eines festen Körpers (durch welche nahe beisammenliegende Zellen ungleich afficirt werden) zum Einkrümmen gereizt werden. Auch der heftigste Regenfall wirkt nicht als Berührungsreiz, und selbst der bis zur Quetschung gesteigerte Anprall reinen Quecksilbers geht ohne Reizwirkung vorüber. — Ein Vortheil, welchen die Rankenkletterer vor den Schlingpflanzen voraus haben, ist der, dass sie nicht auf nahezu vertikale Stützen angewiesen sind. Die Art ihrer Einrollung weist sie aber auch auf dünne Stützen an, da sie an dickeren abgleiten. Nur vereinzelte Rankenpflanzen haben sich von dünnen Stützen unabhängig gemacht und vermögen mittels besonderer Einrichtungen selbst an glatten Wänden und Mauern empor zu klettern. Ihre Ranken sind lichtabwendig und besitzen an oder dicht unter der Spitze kleine knopfartige Gewebswucherungen, die entweder von vorn herein vorhanden sind oder erst durch den Berührungsreiz hervorgerufen werden. Durch ihre Klebrigkeit haften diese Knöpfchen zunächst an der Wand und wachsen dann zu saugnapfartigen Scheibchen aus, deren Zellen sich wie Wurzelhaare so eng an das Substrat anschmiegen und damit verbinden, dass man eher die später verholzende Ranke zerreissen, als die Saugscheiben von der Wand ablösen kann. Fig. 209 stellt derartige Ranken dar von Ampelopsis Veitchii (Vitis inconstans). Die Haftscheibchen waren hier schon an den jungen Ranken als Knöpfchen vorgebildet. Bei einer Varietät des wilden Weins (Ampelopsis hederacea) bilden sich die Haftscheiben aber erst nach der Berührung; die Ranken dieser Pflanze vermögen auch dünne Stützen zu umwickeln.

Fig. 209. Stück eines kletternden Sprosses von Ampelopsis Veitchii (Vitis inconstans). Die Ranken *R* sind mit Haftscheiben an einer glatten Wand befestigt.

Die Figur 210 zeigt ein Stück einer Kletterpflanze (Lophospermum scandens), deren Blattstiele, welche normale Spreiten tragen, gleich Ranken reizbar sind. Wie man sieht, wird die Stütze nur einmal oder nur theilweise umfasst. Aehnlich klettern mittels ihrer Blattstiele die bekannte Kapuzinerkresse und

andere Tropaeolum-Arten, Maurandia, Solanum jasminoides, Nepenthes u. a. So weit gehende Folgeerscheinungen, wie sie bei vollkommenen Ranken nach der Befestigung eintreten, machen sich bei diesen Blattstielen aber nicht geltend, obwohl bei Solanum jasminoides der klammernde Theil sich stark verdickt und verhärtet, und bei Clematis die Blattspreiten eine Zeit lang zur Begünstigung des Rankens sehr klein bleiben und zugleich durch hakenartige Rückwärtsbiegung das vorläufige Festhalten an einer aufgefundenen Stütze begünstigen. Bei Gloriosa, Littonia und Flagellaria sind es die über die Spreite hinaus verlängerten Mittelrippen, welche ranken, und bei manchen Fumaria- und Corydalis-Arten umwickelt ausser dem Fiederstielchen auch die Fiederspreite selbst dünne Stützen. Die schmarotzenden Sprosse der Cuscuta (Fig. 185) sind zum Winden wie zum Ranken befähigt und machen von beiden Eigenschaften beim Erklimmen und Umklammern ihrer Nährpflanzen abwechselnd Gebrauch.

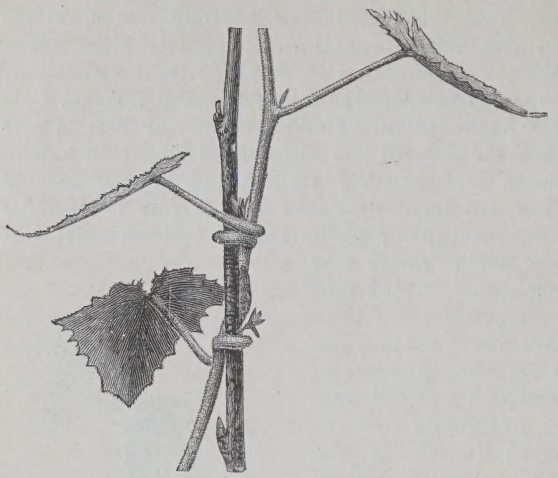

Fig. 210. Theil eines kletternden Stengels von Lophospermum scandens. Die unteren Theile der Blattstiele haben die Befestigung des Sprosses übernommen, indem sie die dünne Stütze rankenartig umklammern.

F. Wachsthumskrümmungen durch Licht- und Temperaturwechsel.

Laub- und Blumenblätter mancher Pflanzen besitzen die Eigenthümlichkeit, dass ihre verschiedenen Seiten (die Unter- und Oberseite der Blätter und Blattstiele, die Innen- und Aussenseite von Blüthenblättern) schon durch kurz andauernde und geringfügige Licht- und Wärmeänderungen, also durch Erhellung oder Verdunkelung, Abkühlung oder Erwärmung, in ihrem Wachsthum ungleich beeinflusst werden. Wenn bei einem solchen Wechsel das Wachsthum der Unterseite dasjenige der Oberseite übertrifft, so wird das Blattgebilde sich heben und gegen die Mutterachse bewegen; das Blatt wird sich dagegen senken und von der Achse entfernen, wenn das Wachsthum der Oberseite stärker ist als dasjenige der Unterseite.

Es sind vornehmlich Blüthenblätter, welche derartige Bewegungen ausführen, die Blüthen dadurch öffnen und schliessen und ihnen auf diese Weise gewisse Vortheile gewähren.

Die Blüthen der Tulpe, des Crocus, auch die von Adonis, Ornithogalum und Colchicum, öffnen sich bei Erwärmung und schliessen sich bei Abkühlung. Geschlossene Tulpen- und Crocus-Blüthen, welche man bei kühlem Wetter aus dem Freien ins warme Zimmer holt, öffnen sich hier zusehends in kurzer Zeit, bei der Temperaturdifferenz von 15—20° C. schon in zwei bis vier Minuten. Empfindliche Blüthen von Crocus reagiren schon auf die Schwankung von $^1/_2$° C., die der Tulpe auf 2—3° C. Warmer Sonnenschein öffnet diese

Frühlings- oder Herbstblüthen dem Insectenbesuch; bei eintretender Kälte werden dagegen die Sexualorgane umhüllt und geschützt. Das einseitig stärkere Wachsthum findet in diesen Fällen am Grunde der Perigonblätter oder ihres blattartig verbreiterten oberen Theiles (Colchicum) statt.

Die Blüthen von Nymphaea und die Blüthenköpfe von Taraxacum, Leontodon und anderen Compositen, auch die von Cacteen u. a. öffnen sich bei Erhellung und schliessen sich bei Verdunkelung (Fig. 211).

Auch die Laubblätter, zumal die von Chenopodiaceen, Caryophylleen, Balsamineen u. a. werden durch Lichtschwankungen einseitig beeinflusst und führen dadurch sogen. Schlafbewegungen aus.

Viele der angeführten Pflanzentheile werden aber sowohl durch Licht- als auch durch Wärmeschwankungen bewegt; Tulpe und Crocus öffnen sich z. B. auch bei constanter Temperatur im Licht und schliessen sich im Dunkeln. Die resultirende Bewegung der Blumenblätter hängt bei sich widerstreitenden äusseren Einflüssen natürlich von der vorherrschenden Wirkung ab. — Die ungleichsinnige Abhängigkeit von verschiedenen gleichzeitigen Einflüssen hat, zusammen mit Nachwirkungen (p. 223, 238), das Verständniss für die Reizursachen jener Bewegungen lange Zeit erschwert und verwirrt.

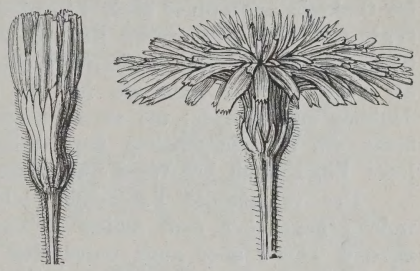

Fig. 211. Blüthenköpfchen einer Composite (Leontodon hastilis), links durch Verdunkelung geschlossen, rechts durch Belichtung geöffnet. Aus DETMER physiol. Pract.

Die hier geschilderten Bewegungen dürfen mit heliotropischen und thermotropischen nicht verwechselt werden. Bei den letzteren ist die Richtung zur Licht- und Wärmequelle maassgebend und sie erfolgen auch bei gleichmässiger Stärke der Reizwirkung. Die zuletzt betrachteten Bewegungen gehen dagegen unabhängig von der Richtung der Licht- und Wärmestrahlen von Statten und treten nur bei Schwankungen in der Beleuchtung und Temperatur ein.

III. Bewegungen durch Turgorschwankungen (Variationsbewegungen).

Wie die bisher betrachteten mannichfaltigen Bewegungen zeigen, sind die im Wachsthum zur Geltung kommenden Kräfte und Volumveränderungen in ausgedehntestem Maasse den Bewegungs-Bedürfnissen der Pflanzen dienstbar gemacht worden. Es genügte ja schon eine einseitige Förderung oder Hemmung des vorhandenen Wachsthums, um die Organe zu kräftigen Bewegungen zu veranlassen. Daher sind es auch nur wachsende Organe oder deren wachsende Regionen, welche man vornehmlich zur Bewegung befähigt findet. Gegenüber der allgemeinen Unbeweglichkeit ausgewachsener Organe ist es aber von Interesse zu sehen, dass manche Pflanzen Mittel und Wege gefunden haben, auch ohne Wachsthum noch kraftvolle Bewegungen auszuführen.

Es wurde auf p. 138 gezeigt, dass der Turgordruck die elastische Zellmembran oft weit ausdehnt, indem er den Zellraum bedeutend vergrössert, dass sich dagegen die Membran zusammenzieht und die Zelle sich verkleinert, wenn der Turgor nachlässt oder ganz aufgehoben wird (vgl. Fig. 167). Solche, durch wechselnden Turgor verursachte Volumveränderungen sind es,

welche von lebendigen ausgewachsenen Organen noch als Bewegungsmittel benutzt werden können.

Es sind ausschliesslich Blätter (Laub- und Blüthenblätter) und andere blattartige Organe (Staubblätter, Griffel, Narbenlappen), von denen man derartige sogen. Variationsbewegungen kennt. Unter den Laubblättern zeichnen sich darin besonders aus die zusammengesetzten Blätter der Leguminosen und Oxalideen, wie auch die Blättchen von Marsilia (eines Wasserfarns). Bei diesen Blättern sind besondere Gewebetheile nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch für diese Art der Bewegung eigens eingerichtet.

Aeusserlich erscheinen dieselben als feste cylindrische Polster, welche sich von dem übrigen Blattstiel scharf abheben und die zu bewegenden Blatttheile unmittelbar tragen. Anatomisch betrachtet besteht ein solches Polster der Hauptsache nach aus stark turgescirendem Parenchym mit sehr elastischen Zellwänden. Die Gefässbündel, welche im übrigen Blattstiel nebst dem steifenden Skeletgewebe im Umkreis angeordnet sind, vereinigen sich im Polster zu einem einzigen centralen leicht biegsamen Strang und stellen so den Krümmungen des Polsters keinen nennenswerthen Widerstand entgegen (vgl. Fig. 165 *i*). Die Anordnung der an sich festen Elemente ist für die Biegungsfestigkeit des Polsters also die denkbar ungünstigste; um so mehr muss die Turgorfestigkeit des Parenchyms und muss die Gewebespannung dazu beitragen, um das Gewicht der Blattspreite in jeder Lage, auch bei Wind und Regen, festhalten zu können.

Das turgescente Parenchym bildet denn auch eine mächtige Hüllschicht, welche gegenüber dem axilen Leitstrang stark gespannt ist, deren innere und äussere Theile aber auch unter sich sehr kräftige Gewebespannungen aufweisen. Die dadurch erreichte hohe Festigkeit kann aber, im Gegensatz zu der durch Skeletzellen erlangten, jederzeit mittels Turgorwechsel verändert werden. Wenn in dem gerade gestreckten Polster der Turgor die Zellen auf der einen Seite stärker dehnt als auf der gegenüberliegenden, dann muss eine Krümmung erfolgen, welche die Blattspreite so bewegt, wie das Handgelenk die flache Hand.

Die durch solche Turgorschwankungen entstehenden Variationsbewegungen treten entweder autonom ohne erkennbare äussere Veranlassung auf, oder werden als paratonische durch äussere Reize in bestimmter Weise geregelt.

Autonome Variationsbewegungen treten besonders auffallend bei den kleinen seitlichen Fiederblättchen von Desmodium (Hedysarum) gyrans, einer Papilionacee der feuchten Ganges-Niederungen, auf. In feuchter, warmer Luft (bei 22—25°) bewegen sich diese Blättchen oft ruckweise, dann wieder gleichmässiger, gleich zwei schwingenden Armen kreisend durch die Luft, wobei in 1—3 Minuten ein Umlauf vollendet werden kann. Durch Lichtschwankungen wird diese Bewegung nicht gestört. Anders ist es bei den autonomen Variationsbewegungen der Blättchen des Klees (Trifolium) und des Sauerklees (Oxalis); diese finden nur im Finstern statt. Das Endblättchen von Trifolium pratense führt im Dunkeln seine, 2—4stündlich sich wiederholenden Schwingungen aus, die oft über 120 Bogengrade betragen, die aber von einwirkendem Lichte zu Gunsten einer festen Lichtstellung aufgehoben werden.

Paratonische Variationsbewegungen werden vornehmlich durch Lichtschwankungen, durch Schwerkraftsreize und durch mechanische Reize (Erschütterung, Reibung), seltener durch Temperaturschwankungen ausgelöst. Die Gelenkpolster können dabei gegen verschiedene Einflüsse reizbar sein; so werden beispielsweise die Blätter der Mimosa pudica sowohl durch Licht- als durch Stossreize in Bewegung gesetzt; ausserdem führen sie aber auch noch autonome Bewegungen aus.

Ein Wechsel von Licht und Dunkelheit, also für gewöhnlich der von Tag und Nacht, veranlasst sogen. Schlafbewegungen oder nyktitropische Bewegungen. Die Tages- oder Lichtstellung ist diejenige der diaheliotropischen Laubblätter: Die Spreite ist senkrecht zu den einfallenden Strahlen ausgebreitet. Tritt Verdunkelung ein, so legen sich die Blätter oder die einzelnen Fiederblättchen nach unten oder nach oben zusammen. Darauf folgende Belichtung lässt alsdann die Tagesstellung wiederkehren. — Bei der Bohne und anderen Pflanzen nimmt mit der Verdunkelung der Turgor im ganzen Polster zu, in der oberen Hälfte jedoch um 4—5 Atmosphären mehr als in der unteren. Bei der Belichtung nimmt dagegen der Turgor im ganzen Polster ab, dasselbe wird schlaffer; am meisten nimmt dabei die obere Hälfte in ihrer Spannung ab und durch den so resultirenden Ueberdruck der unteren Seite erhebt sich das Blatt in die Tagesstellung.

Die Nachtstellung soll nach Darwin den Vortheil bieten, die Blätter vor zu grosser Wärmeausstrahlung gegenüber dem nächtlichen Himmel zu schützen. Dieser Wärmeverlust kann zuweilen 5 und mehr Grade betragen und die Blätter sehr schädigen. Versuche zeigten denn auch, dass nyktitropische Blätter, welche man in kritischen Nächten gewaltsam in der Tagesstellung

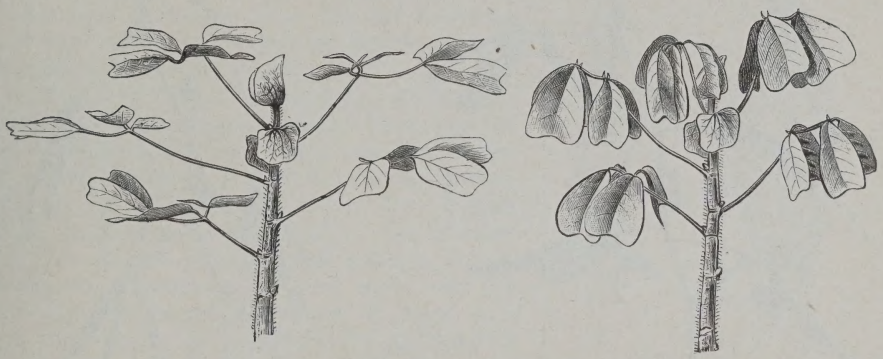

Fig. 212. Schlafbewegung der Blätter von Amicia zygomeris. Links in zerstreutem hellem Tageslicht mit ausgebreiteten Blättchen, rechts nach Verdunkelung in Schlafstellung.

festhielt, erfroren, während die schlafenden nebenan die nächtliche Abkühlung ohne Schaden ertrugen. Da aber auch in tropischen Klimaten, wo keine schädigenden Abkühlungen eintreten, die Pflanzen Schlafbewegungen ausführen, so kann der vorerwähnte Vortheil nicht ausschlaggebend für jenes Verhalten der Blätter sein. Die Schlafbewegungen treten besonders deutlich auf bei Phaseolus, Trifolium, Robinia, Acacia lophantha, Amicia zygomeris (Fig. 212), Mimosa pudica und weniger auffallend bei vielen anderen Pflanzen.

Sehr helle Beleuchtung verursacht häufig ein Verlassen der Tagesstellung zur Nachtstellung hin oder nach der entgegengesetzten Richtung. Die Fiederblättchen der Robinie (Robinia Pseudacacia) sind Nachts abwärts geschlagen, im zerstreuten Tageslicht flach ausgebreitet, in der heissen Mittagssonne dagegen richten sie sich steil aufwärts.

Manche Pflanzen vollführen ihre Schlafbewegungen merkwürdiger Weise erst mit Hülfe geotropischer Variationsbewegungen, indem Lichtschwankungen den Geotropismus der Gelenkpolster verändern (Phaseolus, Lupinus).

Der Wechsel von Tag- und Nachtstellung findet eine Zeit lang sowohl in constanter Finsterniss wie auch in andauernder Beleuchtung statt. Die Blätter tragen demnach in sich die Neigung, von Zeit zu Zeit aus dem einen

in den anderen Zustand überzugehen. Ihre Tagesperiode entsteht dadurch, dass die periodischen Lichtreize bestimmend für den Zeitpunkt dieser Aenderung sind (ähnlich wie bei unserem Schlaf und Schlafbedürfniss). Hört der äussere Wechsel auf, dann bedingt die innere Disposition noch lange eine sichtbare Nachwirkung (p. 233, 235), bis mit den abnormen Verhältnissen abnorme Starrezustände (Licht-, Dunkelstarre) und Krankheitserscheinungen sich einstellen.

Auf mechanische Einwirkungen (Erschütterung, Reibung, Verletzung) antworten nur vereinzelte Pflanzen mit ausgesprochenen Variationsbewegungen. Es sind das diejenigen, welche man früher allein als „reizbare Pflanzen" anstaunte, als man für das Pflanzenreich nur grobe mechanische Einwirkungen als Reize, und heftige Bewegungen als Reizwirkungen gelten liess.

Erwähnt wurde schon (p. 184) die Dionaea muscipula, deren Blatthälften nach der Berührung, zumal der „Borsten" auf der Innenseite, rasch zusammen-

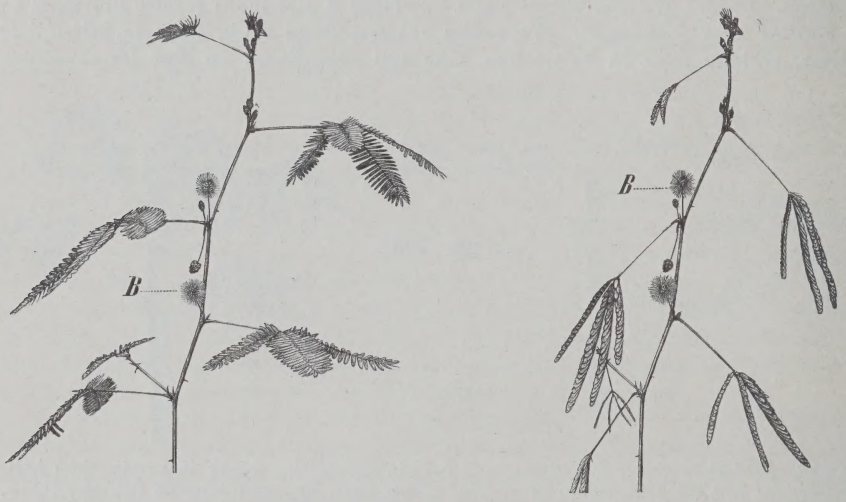

Fig. 213. Mimosa pudica. Links ungereizt in der Tagesstellung, rechts durch Erschütterung gereizt, wodurch sich die Blätter zusammengefaltet und abwärts geschlagen haben. *B* Blüthenköpfchen.

klappen. Das bekannteste Beispiel für eine derartige Reizbarkeit ist aber die Mimosa pudica, eine tropische Leguminose vom Wuchse eines Halbstrauchs, welche ihrer hohen Empfindlichkeit gegen Berührung den Namen Sinnpflanze verdankt. Die zarten Blätter dieser Pflanze sind gefingert-gefiedert (Fig. 213). Die Secundär-Stiele, an denen links und rechts dicht gedrängt die Fiederblättchen stehen, sitzen dem Hauptblattstiel wie vier Finger auf. Alle diese Glieder des Blattes sind unter einander mit Gelenkpolstern verbunden, der Hauptblattstiel mit der Mutterachse, die fingerartigen Secundärstiele mit dem Blattstiel und die Fiederblättchen mit den Secundärstielen, so dass alle Theile sich auf ihrer Unterlage bewegen und ein sehr verändertes Aussehen des ganzen Blattes bewirken können. Die Lichtlage der ungereizten Blätter ist in der Figur 213 links dargestellt. Der Blattstiel ist hier schräg nach oben gerichtet, die Secundärstiele sind gespreizt und die Fiederblättchen nahezu in einer Ebene ausgebreitet. Wird das Blatt erschüttert, dann führen alle seine Theile bei günstiger Temperatur (25—30° C.) und Feuchtigkeit sehr

rasche Bewegungeu aus. Die Fiederblättchen klappen nach oben und vorn zusammen, die Secundärstiele legen sich seitlich an einander und der Blattstiel senkt sich scharf nach unten, wie das alles in Fig. 213 rechts dargestellt ist. Die Pflanze, deren sämmtliche Blätter so niedergesenkt sind, erholt sich aber bald wieder und nimmt ihre frühere Blattstellung wieder an, wenn ihr Ruhe gelassen wird.

Noch merkwürdiger ist das Verhalten der Blätter, wenn nicht das ganze Blatt oder die ganze Pflanze, sondern nur die Endfiederchen eines Secundärstiels gereizt werden. Am besten geschieht dies ohne Erschütterung durch Anbrennen mittels eines Streichholzes. Augenblicklich klappen dann die versengten Blättchen nach oben, ihnen aber folgen nun der Reihe nach sämmtliche Fiederpaare bis zum Fingeransatz. Von hier überträgt sich die Reizerscheinung auf die anderen Finger, an denen jetzt die Blättchen in umgekehrter Reihenfolge, also von innen nach aussen fortschreitend, zusammenschlagen. Haben sich auch die Finger seitlich an einander gelegt, und wähnt der Beobachter den Bewegungsvorgang abgeschlossen, dann überrascht ihn plötzlich noch einmal der Hauptstiel durch rasche Abwärtsbeugung. Von diesem einen Blatte aus kann sich der Reiz auch im Stengel, oft bis zu 50 cm weit, fortpflanzen und auf andere Blätter übertragen.

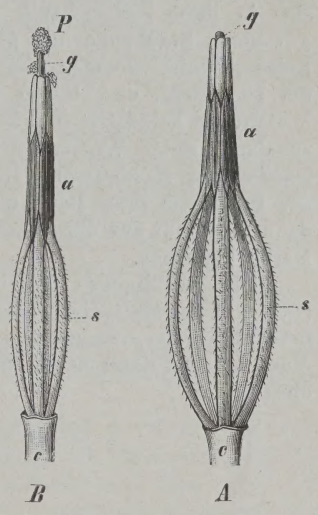

Fig. 214. Staubblätter der Centaurea jacea, durch Entfernen der Kronröhre freigelegt. *A* (rechts) im reizempfänglichen, *B* (links) im contrahirten Zustande. *c* Unterer Theil der Kronröhre, *s* Staubfäden, *a* Antherenröhre, *g* Griffel, *P* Pollen. Vergrössert. Frei nach Pfeffer.

Die Bewegungen der Polster werden nur durch Turgordifferenzen bewirkt; man hat bei der Reizung beobachtet, dass aus den Zellen der allein reizbaren Unterseite des Hauptstielpolsters ein plötzlicher Austritt von Wasser in die Intercellularräume erfolgt. Die Fortleitung des Reizes scheint nach neueren Untersuchungen Haberlandt's aber nicht von der Bewegung dieses ausgestossenen Wassers, sondern vom Inhalte schleimführender, im Siebtheil verlaufender Zellschläuche vermittelt zu werden, welche hydrostatische Druckdifferenzen leicht und rasch in sich fortpflanzen.

Der Stellung eines erschütterten Blattes äusserlich ähnlich ist seine Schlaf- oder Nachtstellung, und doch sind die Spannungszustände, die zu den beiderlei Stellungen führen, in dem Gelenkpolster verschieden. Bei der Schlafstellung wird der Turgor des Polsters ungleichseitig erhöht, das Gelenk wird dabei im Ganzen steifer; bei der auf Erschütterung folgenden Lage wird der Turgor dagegen auf der Ober- und Unterseite ungleich vermindert, das Gelenk wird dabei schlaffer.

Robinia, Oxalis acetosella und die Oxalidee Biophytum führen auf kräftige mechanische Reize hin gleichfalls, wenn auch nur unbedeutendere, Bewegungen aus.

Die gegen äussere Einflüsse so sehr empfindliche Mimose bietet das beste Object, um die merkwürdigen Starrezustände der Bewegungsorgane kennen zu lernen. Es wurde bereits erwähnt, dass die Reizbewegungen der Mimose nur bei genügend hoher Temperatur lebhaft eintreten; unter einem gewissen Wärmegrad findet überhaupt keine Bewegung mehr statt, es ist dann Kältestarre eingetreten. Aber auch andere ungünstige Verhält-

nisse können veranlassen, dass keine Bewegung mehr auf Reize hin erfolgt. So tritt bei etwa 40° Lufttemperatur Wärmestarre, bei Wassermangel noch vor dem Welken Trockenstarre, bei längerem Aufenthalt im Finstern Dunkelstarre ein, welche wahrscheinlich durch krankhafte Störungen in den Chlorophyllkörpern veranlasst wird. Im Vacuum, in Wasserstoff und anderen die Lebensthätigkeit störenden Gasen, in Chloroformdämpfen u. s. w. tritt ebenfalls Bewegungslosigkeit ein, die theils durch Sauerstoffmangel, theils durch unmittelbar giftige Wirkungen jener Gase bedingt ist. Wirken die zu den Starrezuständen führenden nachtheiligen Verhältnisse nicht zu lange ein, dann kann nach kurzer Zeit der frühere reizbare Zustand wiedergewonnen werden.

Die Variationsbewegungen, welche bei den Staubfäden einiger Berberideen (Berberis, Mahonia) und Compositen (Cynareen und Liguliflоren) auftreten, schliessen sich in ihrer Zellmechanik an die der Laubblätter an. Die etwas nach aussen gewölbten Staubfäden der genannten Compositen verkürzen sich nach mechanischer Reizung unter Geradstreckung ziemlich gleichmässig auf ihrer ganzen Länge, oft um 10—20%, und lassen so den mit Pollen bedeckten Griffel aus der Staubbeutelröhre heraustreten (Fig. 214). Die Verkürzung erfolgt bei mässiger Dickenzunahme, unter Wasseraustritt in die Intercellularen, durch die elastische Contraction der Membranen. Die Staubfäden von Berberis und Mahonia sind nur an der Innenseite ihrer Basis gegen Berührung empfindlich. Die Verkürzung erfolgt dann auch nur auf der Innenseite und verursacht, dass sich die Antheren auf die Narbe hinbiegen.

Die zweilippigen Narbenlappen des Griffels von Mimulus, Strobilanthes (Goldfussia), Martynia, Torenia und anderen Pflanzen schliessen sich, wenn sie berührt werden, zusammen; der kniefömig abwärts gebogene Griffel von Stylidium schnellt dagegen bei Berührung des Knies, wenn auch nur für einmal, nach oben um.

VI.

Die Fortpflanzung.

Das Leben aller pflanzlichen Einzelwesen ist zeitlich begrenzt; nach kürzerem oder längerem Bestehen sterben sie ab und verschwinden modernd und verwesend in der Humusdecke des Bodens. Eine Urzeugung, welche neue Einzelwesen aus der leblosen Materie schaffen könnte, findet, so weit unsere Erfahrung reicht, nicht statt. Alle uns umgebenden Pflanzen sind vielmehr die Nachkommen ihrer Vorfahren und verdanken ihr Dasein der allen Organismen zukommenden Fähigkeit Nachkommen zu erzeugen. Die Fortpflanzung ist demnach eine Lebensäusserung, welche allen bestehenden Pflanzenarten gemeinsam sein muss. Hierbei treten auch stets vereinzelte durch Variation, Missbildung oder Bastardirung entstandene neue Pflanzenformen auf, die von ihren Erzeugern abweichen, oft kräftig wachsen und eine zähe Lebensthätigkeit entwickeln, denen aber häufig die Fähigkeit fehlt gleiche Nachkommen zu erzeugen oder mit wildwachsenden Pflanzen in erfolgreichen Wettbewerb zu treten, und die deshalb alsbald wieder verschwinden, wenn sie nicht durch menschliche Kunst vermehrt und erhalten werden. Eine grosse Zahl von Culturpflanzen, mit denen der Mensch die Erde bevölkert hat, gehört zu diesen künstlich vor dem Untergang bewahrten Pflanzenformen.

Es liegt aber in dem Wesen der Fortpflanzung, dass nicht nur neue Einzelwesen erzeugt werden, sondern dass diese Einzelwesen zugleich jünger sind, also ihr selbstständiges Dasein an einem, von ihren Erzeugern schon überschrittenen Punkt der Entwicklung neu beginnen.

Die Bildung einer selbstständigen Nachkommenschaft hat aber auch die Loslösung derselben von der Mutterpflanze zur Voraussetzung. Bildet ein Baum neue Knospen und Zweige, die mit ihm in Verbindung bleiben und das Schicksal des Ganzen theilen, so wird das niemand als Fortpflanzung bezeichnen. Würden sich dieselben Knospen aber loslösen und als selbstständige Pflanzen auf dem Boden weiterwachsen können, so wäre das eine Art der Fortpflanzung, wie sie thatsächlich bei manchen Pflanzen vorkommt.

Die Verhältnisse der Aussenwelt stellen aber noch eine weitere Forderung an die Fortpflanzung, nämlich die, dass sie mit einer Vermehrung der Keime Hand in Hand geht. Da die losgelösten und ganz dem Zufalle preisgegebenen Keime nicht immer die nothwendigen Lebensbedingungen zu ihrer Entwicklung vorfinden, sondern zum allergrössten Theil in widrigen Verhältnissen untergehen, so müsste eine Pflanzenart, deren Individuen nur je einen einzigen Keim hinterliessen, in kurzer Zeit ausgestorben sein. Für die Vermehrung wird denn auch in ausgiebigster Weise bei der Fortpflanzung gesorgt und die Natur verfährt dabei in geradezu verschwenderischer Weise. Hundert- und tausendfach ist gewöhnlich die Zahl der erzeugten Keime ihren Erzeugern gegenüber. Man denke nur an den Fruchtkörper eines grossen Hutpilzes, welcher Hunderttausende entwicklungsfähiger Sporen ausstreut, oder an die Samen der Orchideen, von denen sich meist viele Tausende in einer einzigen Fruchtkapsel befinden.

Verjüngung, Loslösung und Vermehrung von Einzelwesen sind also die wesentlichsten Punkte, auf welche es bei der Fortpflanzung ankommt.

Bekanntlich erfüllen die Pflanzen diese Bedingungen in der verschiedensten Art und Weise. Jede grössere Abtheilung des Pflanzenreichs hat dabei ihren besonderen Weg eingeschlagen und auch innerhalb jener Abtheilungen herrscht eine solche Mannichfaltigkeit, dass jede Familie, jede Gattung, ja sogar oft eine einzelne Art ihre besonderen Eigenthümlichkeiten ausgeprägt hat. Auf diese Abweichungen in den Fortpflanzungsorganen und ihrer Functionen ist die ganze Systematik ja so wesentlich begründet, dass sie geradezu auf eine specielle Darstellung der Fortpflanzungsformen im Pflanzenreich hinausläuft.

So vielgestaltig im Einzelnen aber auch die Aufgabe gelöst ist, so lassen sich doch im Allgemeinen zwei ganz verschiedenartige Wege ihrer Lösung unschwer erkennen und scharf trennen.

Der einfachere von diesen besteht in der Bildung von Zellen oder Zellkörpern, welche nach ihrer Lostrennung von der Mutterpflanze ohne Weiteres, entweder sofort oder nach einer Ruhezeit keimen und zu neuen selbstständigen Einzelwesen heranwachsen. Die Wachsthumsgesetze und der Formenkreis der Mutterpflanze setzen sich continuirlich in diesen Gebilden fort. Diese Fortpflanzungsweise hat man die vegetative, ungeschlechtliche oder monogene genannt.

Der zweite, bei der Fortpflanzung eingeschlagene Weg ist dagegen ein merkwürdiger Umweg. Es werden dabei nämlich zweierlei Fortpflanzungszellen erzeugt. Eine jede Art derselben vereinigt zwar auch in sich die Wachsthumsgesetze und Eigenthümlichkeiten ihres Erzeugers, aber es fehlt beiden zunächst doch völlig die Fähigkeit sich weiter zu entwickeln. Statt zu Nachkommen auszuwachsen, verfallen diese Zellen nach kürzester Zeit

dem Tode, wenn ihnen nicht die Gelegenheit geboten ist mit einander zu verschmelzen. Erst wenn die eine (die weibliche) Zelle den Inhalt der anderen (der männlichen) Zelle völlig in sich aufgenommen und sich damit verbunden hat, wird sie entwicklungsfähig und beginnt wachsend einen Nachkommen zu liefern. Diese Art der Fortpflanzung wird als die geschlechtliche, sexuelle oder digene bezeichnet.

Die physiologische Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung giebt sich nicht ohne Weiteres zu erkennen. Einerseits findet man nämlich, dass die vegetative Fortpflanzung bei vielen Pflanzen genügt, um den Bedarf an Keimen zu decken, so dass Pflanzen auch ganz ohne sexuelle Fortpflanzung auskommen können. So regeneriren sich die Hut- und Bauchpilze, wie auch die Ascomyceten, soweit bekannt, ganz auf vegetativem Wege. Die cultivirten Bananen, manche Dioscoreaceen, gewisse Spielarten der Weinrebe, der Apfelsinen und Erdbeeren bringen überhaupt keine sexuellen Nachkommen mehr hervor; sie werden nur auf vegetativem Wege fortgepflanzt. Der Knoblauch, welcher an Stelle der Blüthen kleine Zwiebelchen bildet, die weisse Lilie und der durch Wurzelknöllchen sich vermehrende Ranunculus Ficaria bringen kaum noch keimfähige Samen hervor, sie vermehren sich ausschliesslich durch ungeschlechtliche Sprossung, ohne dabei irgendwie zu degeneriren, wie man das früher einmal bei der ausschliesslich vegetativen Vermehrung annahm.

Sehen wir so, dass die monogene Zeugung durchaus der Erhaltung der Art genügen kann, so muss doch andererseits die sexuelle Zeugung etwas bieten, was durch die vegetative nicht erreicht wird. Wäre dem nicht so, dann müsste es höchst auffällig und überflüssig erscheinen, dass die viel complicirter eingerichtete und dabei viel weniger sicher zum Ziel führende sexuelle Zeugung noch neben der vollkommen ausreichenden monogenen auftritt. Selbst der verbreitetste weisse Schimmelpilz, der Mucor Mucedo, dessen vegetative Sporen (Conidien) überall verbreitet sind, bildet zuweilen geschlechtliche Fortpflanzungszellen in besonders geformten Sexualorganen aus. — Von manchen niederen Pflanzen (Pilzen und Algen) weiss man, dass die Bildung der Sexualzellen von bestimmten äusseren Einflüssen abhängig ist; bei der Schlauchalge Vaucheria hat es, wie Klebs nachwies, der Experimentator durch Gewährung der entsprechenden äusseren Bedingungen in der Hand, entweder ungeschlechtliche Schwärmsporen oder Geschlechtszellen entstehen zu lassen. Die Ungunst der äusseren Vegetationsbedingungen giebt in vielen Fällen augenscheinlich den Anstoss zur sexuellen Keimerzeugung, zumal dann, wenn das Geschlechtsproduct im Stande ist eine längere Zeit der Ruhe unter ungünstigen Vegetationsverhältnissen zu überdauern (Zygosporen von Algen), während die vegetativen Keime (Schwärmsporen von Algen) dazu weniger geeignet sind. In anderen Fällen sind aber im Gegentheil gerade die vegetativen Fortpflanzungskörper besonders widerstandsfähig und auf eine Ruheperiode eingerichtet, wie z. B. die Sporen der Farne und Schachtelhalme. Hier liegt also kein Moment vor, welches das Bestehen einer sexuellen Zeugung neben der vegetativen nothwendig erscheinen liesse.

Was die digene von der monogenen Zeugung aber wesentlich verschieden macht, das ist die Mischung der Substanz der Eltern und die daraus entstehende Vermischung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften, wie sie besonders bei der Bastardbildung (p. 253) klar hervortritt. Da nun bei der sexuellen Zeugung fast durchgängig Vorkehrungen getroffen sind, dass die sich vereinigenden Sexualzellen getrennten Einzelwesen derselben Art entstammen, so wird dadurch ein ausgleichender Einfluss auf die Glieder der Art ausgeübt, die Constanz der Art als Ganzes gewährleistet. Denn zufällige Abweichungen in Gestalt

und Eigenschaften, die bei einem Gliede auftreten, werden durch die Kreuzung mit normal gebliebenen Individuen alsbald wieder verwischt, während die vegetativen Nachkommen sie getreulich beibehalten. Eine nicht seltene Erscheinung, welche das zähe Festhalten an ererbten Eigenschaften uns ganz besonders auffallend vorführt, ist der oft unerwartete Rückschlag der Nachkommen zu den Eigenschaften früherer Generationen (Atavismus), derart, dass im Enkel oder Urenkel die Eigenthümlichkeiten der Grosseltern oder der Urgrosseltern plötzlich wieder zum Vorschein kommen.

Während die sexuelle Zeugung also einerseits auf die Ausgleichung und die Constanz der Formen durch Vernichtung vereinzelt auftretender Abweichungen hinarbeitet, können andererseits Abweichungen bei den sexuellen Nachkommen verstärkt auftreten, wenn sie bei beiden Eltern in der gleichen Richtung vorhanden waren. Es können durch die sexuelle Mischung also ganz wie bei der Kreuzung zweier Wellensysteme die Abweichungen im einen Falle (bei gleicher Schwingungsphase) erhöht werden, wie sie bei anderem Zusammentreffen (bei ungleicher Schwingungsphase) ausgeglichen werden müssen. Dazu kommt aber weiterhin, dass durch die erfolgreiche Vereinigung verschiedener Spielarten, oder verschiedener Arten oder selbst verschiedener Gattungen unter einander (vgl. Bastardirung p. 253) Nachkommen entstehen, die, so weit sie zeugungsfähig bleiben, ausserordentlich zur Veränderung (Variation) ihrer Eigenschaften und zur Bildung neuer Formen neigen.

In solcher Beeinflussung der Qualität zeigt sich ein Unterschied zwischen der vegetativen und der sexuellen Fortpflanzungsweise und hierin werden wir denn auch wohl die eigentliche Bedeutung der Sexualität zu suchen haben. Die vegetative Zeugung sorgt allein für die quantitative Vermehrung der Einzelwesen, die sexuelle beeinflusst daneben in hohem Maasse deren Qualität und wird dadurch von grösster Bedeutung für das Leben der Arten in grossen Zeiträumen. Die vegetative Fortpflanzung könnte man daher auch als quantitative Vermehrung, die sexuelle als die qualitative bezeichnen. — Die vegetativ erzeugte Nachkommenschaft besteht aus unvermischten Abkömmlingen, die sexuelle dagegen aus Mischlingen.

Die vegetative Fortpflanzung.

Die vegetative Fortpflanzung, die sich auch als monogene oder ungeschlechtliche bezeichnen lässt und deren rein quantitativer Charakter als blosse „Vermehrung“ soeben hervorgehoben wurde, ist fast durch das ganze Pflanzenreich verbreitet; nur wenige Pflanzen entbehren ihrer ganz, wie z. B. viele Coniferen und einzelne Palmen.

Dass sich aus einzelnen gewaltsam abgetrennten Theilen, ja aus einzelnen Zellen oder aus nackten Energiden (Siphoneen) vieler Pflanzen, neue vollständige Individuen regeneriren können, ist schon bei der künstlichen Vermehrung (p. 196) hervorgehoben worden. Bei der vegetativen Fortpflanzung liegt der gleiche Fall vor, nur handelt es sich hier um eine organische oder doch im natürlichen Verlauf der Entwicklung eintretende Abtrennung der Theile von der Mutterpflanze. Dieselbe tritt uns in verschiedener Weise entgegen und rein äusserlich kann man zwischen einer Vermehrung durch mehrzellige Vegetationskörper (Sprossung) und einer solchen durch einzelne Zellen (Sporenbildung) unterscheiden.

Die **Vermehrung durch mehrzellige Vegetationskörper (Sprossung)** ist sehr oft nur eine Loslösung von Seitensprossen, ein Zerfall eines

Einzelwesens in mehrere. So werden die Seitensprosse eines Wasserfarns, der Azolla, durch Absterben und Zerfall der alten Theile der Mutterachse von einander getrennt und wachsen als selbstständige Pflänzchen weiter. So auch trennen sich die durch Sprossung entstandenen Vegetationskörper der Wasserlinsen (Lemna) bald von einander und werden zu selbstständigen Einzelwesen.

Aehnlich verhält es sich bei der Vermehrung durch Ausläufer, Rhizome und Knollen (p. 18ff.). Wie man an der Erdbeere, dem Günsel (Ajuga reptans), der Kartoffel und vielen anderen Pflanzen (Ranunculus repens u. s. w.) sehen kann, bilden sich aus manchen Achselknospen der weit sich ausbreitenden Stolonen neue Sprosse, die sich bewurzeln. Sterben dann die Ausläufer selbst ab, so entsteht im Umkreis der Mutterpflanze eine ganze Colonie selbstständiger Tochterpflanzen.

Ohne dass die Nachkommen durch Ausläufer von der Mutterpflanze fortgerückt werden, theilen sich die einzelnen Knollen der Corydalis solida, so dass aus einem einzigen zunächst deren 2, dann 4 und mehr hervorgehen und in alten Zwiebeln entstehen neue Zwiebelchen (die „Zwiebelbrut") in den Blattachseln der Zwiebelschuppen. Brutzwiebeln oder Brutknospen („Bulbillen") entstehen aber auch häufig an oberirdischen Vegetationsorganen.

Fig. 215. Asplenium Fabianum. Eine junge Farnpflanze (*T*) mit 5 Blättern und einigen Würzelchen (*W*) ist durch Sprossung aus dem Blattgewebe (*M*) einer älteren Pflanze entstanden.

Bei verschiedenen Allium-Arten findet man dieselben im Blüthenstande an Stelle von Blüthen stehen, ebenso bei dem Grase Poa bulbifera und bei Polygonum viviparum. Bei Lilium bulbiferum, Dentaria bulbifera u. a. sind die Achselknospen der Blätter zum Abfallen eingerichtet. In den dick angeschwollenen Blatthöckern erhalten sie Reservestoffe mit auf den Weg und oft treiben sie schon Würzelchen vor ihrer Ablösung. Bei Ranunculus Ficaria ist es dagegen das Würzelchen der Achselknospe, welches mit Reservestoffen vollgepfropft wird und so das Aussehen eines Getreidekorns erhält. Beim Absterben des Krautes im Vorsommer bleiben seine Bulbillen in grosser Zahl auf der Erde zurück und haben zu der Fabel vom „Getreideregen" Anlass gegeben. Auch bei Cryptogamen, wie z. B. bei Laub- und Lebermoosen und Charen, treten Brutknospen auf. Eine besondere biologische Aufgabe haben die Winterknospen (Hibernakeln) vieler unserer Wasserpflanzen (Hydrocharis, Utricularia, Potamogeton crispus, Lemna u. a.) übernommen. Sie werden im Herbst gebildet, sinken dann auf den Boden der Gewässer, wo sie überwintern, und kommen erst im nächsten Frühjahr an die Oberfläche, um sich zu entfalten und fortzuwachsen.

Finden wir bei den angeführten Pflanzen die Brutknospen an der Stelle, wo sonst Seitensprosse stehen, so können andererseits Brutknospen auch an Orten auftreten, wo sich gewöhnlich keine normalen Sprossungen finden. Es sind dann Adventivbildungen, welche besonders häufig an Blättern, zumal auf Blattspreiten, angetroffen werden. Während die Begonien-Blätter erst nach gewaltsamer Lostrennung neue Pflanzen entwickeln, besitzen die Blätter anderer Pflanzen diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen. Besonders ausgezeichnet sind dadurch einige Farne (Asplenium decussatum, Asplenium Fabianum, A. bulbiferum, A. viviparum), auf deren Spreite Adventivknospen entstehen, die sich alsbald zu jungen bewurzelten

Pflänzchen entwickeln, dann abfallen und selbstständig weiter wachsen (Fig. 215). Bei Cystopteris bulbifera entwickeln sich die Adventivknospen zunächst zu Bulbillen mit rundlichen, fleischig angeschwollenen Blättern. Auf den Blättern unserer Cardamine pratensis bilden sich ebenfalls sehr häufig Adventivpflänzchen und auch Cardamine amara ist zu solchen Bildungen geneigt. Eins der merkwürdigsten Beispiele bieten die Blätter des tropischen Bryophyllum, welche nach der leicht erfolgenden Abtrennung von der Mutterpflanze in ihren Einkerbungen sehr schnell Brutpflänzchen entwickeln. Ein Windstoss genügt aber schon, um die Fiederblättchen dieser Pflanze abzulösen und auf den Boden herabfallen zu lassen. Auf dem Thallus mancher Lebermoose (Marchantia, Lunularia) entstehen Brutknospen an bestimmten Orten dicht gedrängt und füllen bei stetem Nachwuchs deren „Brutbecher" (Fig. 316 *b*) aus.

Einer der interessantesten Fälle von Adventivsprossung ist aber der, wo die Adventivknospen im Nucellus der Samenanlage entstehen, in den Embryosack hinein wachsen und ganz wie Embryonen sich dort entwickeln (so bei Evonymus, Citrus, Funkia [Fig. 216], Coelebogyne). Früher glaubte man, es handele sich bei solcher Polyembryonie um eine Keimbildung aus zahlreichen Eizellen eines Embryosackes. Eingehende Untersuchungen lehrten jedoch, dass hier die Bildung vegetativer Adventivkeime vorliegt. Die im Embryosack vorgebildete Eizelle kann nach erfolgter Befruchtung sich mit den Adventivkeimen zugleich weiter entwickeln, meist wird sie jedoch durch die Adventiv- oder Nucellarembryonen daran gehindert. Die Samen enthalten dann im Gegensatz zu denen anderer Pflanzen kein Geschlechtsproduct, sondern sind zu Organen der vegetativen Vermehrung herabgesunken. Die Bildung der Adventivkeime hängt in den polyembryonalen Samen freilich noch insofern von der Befruchtung ab, als sie nur nach vorausgegangener Bestäubung erfolgt. Allein bei der neuholländischen Euphorbiacee Coelebogyne, die ausschliesslich in weiblichen Exemplaren in unseren Gewächshäusern cultivirt wird, entstehen die Adventivkeime auch ohne die Anregung der Bestäubung. Hier liegt also ein Fall vollkommensten Geschlechtsverlustes vor, wie er auch von einzelnen Farnen bekannt und dort als Apogamie bezeichnet worden ist. Bei den apogamen Farnen treten an Stelle der Geschlechtsproducte in den Prothallien vegetative Keime auf, so in verschiedener Abstufung bei Athyrium filix femina var. cristatum, Aspidium falcatum, Todea africana und Pteris cretica. Bei letzterer werden überhaupt keine weiblichen Geschlechtsorgane mehr gebildet, die junge Farnpflanze geht vielmehr durch vegetative Sprossung genau aus denjenigen Stellen am Prothallium hervor, wo die Archegonien stehen müssten. Bei Aspidium filix mas var. cristatum hat sich die Apogamie erst durch die Cultur ausgebildet. In erweitertem Sinne könnte man also auch bei jenen Allium-Arten, die an Stelle ihrer Blüthen Brutzwiebeln tragen, von Apogamie reden.

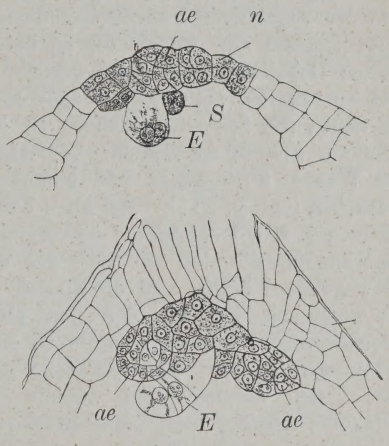

Fig. 216. Embryonenbildung durch vegetative Sprossung aus dem Nucellus von Funkia ovata (Hosta coerulea). *n* Nucellus, dessen Zellen am Scheitel sich zur Anlage der Adventivkeime (*ae*) anschicken, *s* Synergide, *E* Eizelle, bezw. sexuell entstandener Embryo, *ii* inneres Integument. Nach STRASBURGER.

An diese Vorgänge schliesst sich unmittelbar an die Parthenogenesis,

d. h. die Entwicklung einer Eizelle ohne vorangegangene Befruchtung. Unter den Pflanzengattungen mit fortgeschrittener geschlechtlicher Differenzirung ist dieser Fall nur für Chara crinita sicher festgestellt. Dieses Armleuchtergewächs ist in stehenden Gewässern des nördlichen Europas nur in weiblichen Exemplaren verbreitet (männliche sind nur an einigen Stellen in Südeuropa und Asien bekannt) und ohne Befruchtung entwickeln sich aus den normal aussehenden Früchtchen doch junge Pflanzen. Bei Chara crinita hat die Eizelle also ihren Charakter als sexuelle Zelle verloren; sie ist bei gleichem äusseren Aussehen zu einer vegetativen Zelle geworden, der die wesentliche sexuelle Eigenschaft fehlt, erst nach Verschmelzung mit einer männlichen Zelle entwicklungsfähig zu werden.

Vegetative Vermehrung durch Einzelzellen. Sporenbildung. Wie durch vielzellige Vegetationskörper, so kann die Vermehrung auch durch einzelne abgetrennte Zellen bewirkt werden. Rein formal betrachtet liegt diese Vermehrungsweise schon da vor, wo sich einzellige Bacterien, Pilze und Algen durch Theilung ihres Vegetationskörpers fortpflanzen. Eigenartig in Form und Bildungsweise treten die der vegetativen Vermehrung dienenden Zellen aber erst bei höher entwickelten Cryptogamen auf, wo sie oft an besonderen Organen oder in eigens dazu angelegten Behältern ausgebildet werden. Derartige Organe finden wir bei den Pilzen als Sporangien, als Conidienträger oder aber als complicirte Fruchtkörper, an oder in denen die Sporen entstehen, zu hoher Vollkommenheit ausgebildet. Statt behäuteter Sporen entwickeln viele Algen Schwärmsporen, die sich mittels Cilien im Wasser fortbewegen und befähigt sind günstige Standorte zur Keimung aufzusuchen (vgl. p. 211). Bei allen höheren Cryptogamen (Moosen, Farnen, Schachtelhalmen u. s. w.) entstehen die vegetativen Fortpflanzungszellen in eigenen zelligen Sporangien, die sich zur Zeit der Sporenreife selbstthätig (durch hygroskopische Bewegungen) öffnen und die Sporen zur Aussaat entlassen. Hier, bei den höheren Cryptogamen, geht aus der Spore aber nicht gleich eine der Mutterpflanze ähnliche Tochterpflanze hervor, sondern es entsteht daraus zunächst ein völlig anders organisirtes Gebilde, das seinerseits durch sexuelle Fortpflanzung erst wieder eine, der ersten ähnliche und wieder vegetative Sporen erzeugende Pflanze liefert. (Näheres darüber beim Generationswechsel p. 254.)

Die sexuelle Fortpflanzung.

Wie erwähnt, werden bei der geschlechtlichen Fortpflanzung zweierlei Fortpflanzungszellen gebildet, welche einzeln aber nicht entwicklungsfähig sind. Erst durch die innige Verschmelzung einer männlichen mit einer weiblichen Zelle zu einer einzigen neuen Zelle erlangt diese die Fähigkeit der weiteren Entwicklung. Es wurde auch bereits darauf hingewiesen, dass durch die sexuelle Vereinigung zweier verschiedener Einzelwesen Qualitätsänderungen bei den Nachkommen auftreten können, welche eine Tochterpflanze nicht erwirbt, wenn sie auf vegetativem Wege aus der Mutterpflanze hervorgeht.

Da es bei der sexuellen Fortpflanzung also nicht nur darauf ankommt zweierlei Geschlechtszellen zu bilden, sondern auch deren Vereinigung zu ermöglichen und ihre Kreuzung zu erzwingen, so ist es verständlich, dass für die Organe der sexuellen Zeugung andere Einrichtungen nöthig waren, als sie für rein vegetative Thätigkeiten ausgebildet sind. Die Sexualorgane erscheinen uns demgemäss am vegetativen Körper der Pflanzen als ganz eigenartige, ja zuweilen fremdartige Gebilde, deren Erscheinungsform aus dem vegetativen Aufbau einer Pflanze sich gar nicht voraussehen lässt. Daher unser Erstaunen, wenn wir eine, uns in ihren vegetativen Theilen bekannte

Pflanze, z. B. eine sonst unscheinbare tropische Orchidee oder dergleichen, zum ersten Mal blühen sehen.

Die **Vereinigung der Sexualzellen** (die **Befruchtung**) wird, abgesehen von den dazu nöthigen äusseren Vorrichtungen, vornehmlich durch chemotaktische oder chemotropische Reizbarkeit erzielt (p. 211, 230). Es ist zumeist die ruhende Eizelle oder das weibliche Sexualorgan, von welchem die Anziehung auf die beweglichen männlichen Geschlechtszellen ausgeht; so wurde schon erwähnt, dass die Spermatozoiden von Laubmoosen durch Rohrzucker, die von Farnen durch Aepfelsäure in die Archegonien gelockt werden. Wo eine äussere Formverschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Sexualzellen noch nicht ausgebildet ist, da finden wir gewöhnlich beide bewegungsfähig und die Anziehung scheint dann auch eine gegenseitige zu sein. So ist es augenscheinlich bei den äusserlich gleichen und beweglichen Sexualzellen (den Gameten) niederer Cryptogamen, besonders denen der Algen (Fig. 69). Bei der Copulation der Conjugaten sind beide Sexualzellen äusserlich auch noch gleich; hier bewegt sich aber doch schon meist die eine Sexualzelle durch den Verbindungskanal zu der ruhenden anderen. Bei den Fucoideen wird die Eizelle zwar aus dem mütterlichen Körper ausgestossen, sie bleibt aber immerhin nur passiv beweglich, während die männlichen Zellen durch Cilien zu selbstständiger Bewegung befähigt sind. So finden wir sie auch bei den meisten anderen Algen, — die Florideen ausgenommen, wo die cilienlosen männlichen Zellen wohl passiv vom Wasser an die weiblichen Organe getrieben werden. Als frei bewegliche Spermatozoide finden wir die männlichen Zellen weiterhin noch im ganzen Reich der höheren Cryptogamen entwickelt, während bei den geschlechtlich differenzirten Pilzen die männliche Substanz zumeist in einen eigenartigen Hyphenzweig eingeschlossen bleibt, der sich dem weiblichen Organ anschmiegt. Die Verschmelzung der Inhalte erfolgt da nach der Durchbohrung der trennenden Membranen. Eine ähnliche Durchbohrung trennender Membranen wie hier bei den Pilzen ermöglicht erst die Befruchtung bei den höchst entwickelten Pflanzen, den Phanerogamen. Die männlichen Zellen sind bei diesen sogen. Blüthenpflanzen in dem Pollenkorn eingeschlossen, die weibliche liegt als nackte Eizelle im Embryosack, dieser selbst in der Samenanlage und die Samenanlage bei den Angiospermen nochmals eingeschlossen im Fruchtknoten. Die doppelt umhäuteten Pollenkörner besitzen keine Eigenbewegung, sondern werden mit fremder Hülfe (durch Luft- oder Wasserströmungen, vornehmlich aber durch Thiere) direct auf die Samenanlagen oder aber auf die Fruchtknoten übertragen. Hierauf wächst ihre innere weiche Haut zu einem Zellschlauche aus, der durch chemotropische (einschliesslich hydrotropische und aërotropische) Reize geführt, wie ein Pilz-Faden die Gewebe des Fruchtknotens und der Samenanlage durchwächst und in den Embryosack bis zur Eizelle vordringt. Die Vereinigung der Sexualzellen kann hierauf ohne Schwierigkeit erfolgen. (Fig. 71.)

Der wichtigen Pollenübertragung ist bei den Phanerogamen eine ganz besondere Sorgfalt durch verschiedene Einrichtungen gewidmet. Diese sind verschieden je nach den Transportmitteln, auf die es ankommt.

Als windblüthige (anemophile) Pflanzen bezeichnet man kurz alle diejenigen Gewächse, deren Pollen vom Wind übertragen wird. Da diese Uebertragungsweise von den Zufälligkeiten der Luftströmungen abhängig ist, so finden wir bei den Windblüthlern meist enorme Mengen von Pollenkörnern entwickelt.

In ganzen Wolken wird der Blüthenstaub aus Tannen- und Fichtenwäldern in die Luft geführt und fällt oft als dichter sogen. Schwefelregen nieder. Die Oberfläche des Bodensees ist davon oft weithin gelb gefärbt („der See blüht“ sagen die

Anwohner) und in norwegischen Fjords bildet, nach Beobachtungen meines Vaters F. C. Noll, noch in 200 Faden Tiefe Coniferen-Pollen eine Zeit lang die Hauptnahrung einer Rhizopode (der Saccamina).

Die männlichen Blüthen sind deshalb in Kätzchenform (Coniferen, Amentaceen) dem Luftzug frei ausgesetzt, oder ihre Staubbeutel an langen schwanken Filamenten wie bei den Gräsern aufgehängt. Ihre Pollenkörner selbst kleben nicht oder hängen nicht durch rauhe Oberflächen zusammen, sondern entfallen wie ein leichter loser Staub den geöffneten Staubbeuteln. Die Pollenkörner mancher Nadelhölzer sind zudem durch zwei blasige Auftreibungen der Exine ganz besonders flugfähig gemacht. Bei einigen Windblüthlern wird der Pollen durch plötzliche Streckung der in der Knospe gerollten Filamente (Urticaceen, z. B. Pilea) oder durch hygroskopische Spannungen in den Staubbeuteln wie Pulverdampf aus einer Flinte in die Luft geschleudert. — Die weiblichen Organe sind zum Auffangen des in der Luft schwebenden Pollens sehr häufig besonders eingerichtet, indem die Narben pinselförmig ausgebreitet (Corylus) oder wie Federchen fein behaart oder gefiedert (Wallnuss, Gräser) oder zu langen Fäden ausgezogen sind (Mais). Bei den Coniferen mit freien oder doch frei vortretenden Samenanlagen bleiben die Pollenkörner in Flüssigkeitstropfen hängen, welche von den Samenanlagen ausgeschieden werden. Beim späteren Verdunsten dieser Tropfen werden sie dann tief in die Mikropylenöffnung der Samenanlage hineingezogen. Bei anderen Coniferen, deren Samenanlagen in weiblichen Blüthenzapfen geborgen sind, fangen schuppenartige Gebilde die umherfliegenden Pollenkörner auf und leiten sie bis zu den klebrigen Oeffnungen der jungen Samenanlagen.

Das Wasser spielt bei der Befruchtung höherer Pflanzen keine so grosse Rolle wie bei den Cryptogamen. Nur einzelne untergetauchte Gewächse bedienen sich seiner zur Pollenübertragung und werden deshalb auch als wasserblüthige (hydrophile) Gewächse bezeichnet. — Bei den submers blühenden Seegräsern (Zostera-Arten) zeigt der Pollen gewisse, mit der Befruchtung unter Wasser in Beziehung stehende Eigenthümlichkeiten. Er bildet keine rundlichen Körner, sondern langgestreckte fädige Gebilde, die zudem exinelos sind und das specifische Gewicht des Seewassers haben, so dass sie von den leisesten Strömungen schwebend fortgeführt und mit den Narben in Berührung gebracht werden.

In anderer Weise gelangen die ebenfalls submersen Wasserpflanzen Vallisneria, Elodea und die Enhalus-Arten des indischen Oceans zum Ziele. Bei ihnen vollzieht sich die Befruchtung nicht unter Wasser, sondern sie spielt sich auf dessen Oberfläche ab. So trennen sich s. B. die männlichen Blüthen von Vallisneria spiralis von ihren Stielen ab, steigen zum Wasserspiegel auf, wo sie sich öffnen und wie kleine Kähne an die weiblichen Blüthen angetrieben werden. Letztere finden sich ihrerseits durch Streckung ihrer zunächst spiralig aufgerollten langen Stiele auf dem Wasserspiegel ein und werden nach der Befruchtung wieder hinabgezogen.

Die grosse Mehrzahl der Phanerogamen ist bei der Befruchtung auf die Vermittelung von Thieren angewiesen. Indem die Pflanzen durch verschiedenartige Lockmittel Insecten, Vögel oder Schnecken dazu heranziehen, wird neben der thierischen Bewegung auch die thierische Intelligenz in den Dienst der Befruchtung gestellt. Die Pollenübertragung wird dann nicht mehr dem blossen Zufall anheimgegeben; der Pollen wird vielmehr in gesicherter Weise zu den Sexualorganen gebracht, so dass er nicht mehr in so verschwenderischer Fülle wie bei den Windblüthen gebildet zu werden braucht. Die allermeisten der hierher gehörigen Pflanzen sind auf Bestäubung durch Insecten (Fig. 219) eingerichtet (Entomophilie). Diesen

wird als Nahrung geboten sowohl der Zuckersaft, welcher als Nektar an verschiedenen Orten der Blüthe ausgeschieden werden kann, als auch der Pollen selbst, welcher als stickstoffreiche Nahrung mit dem Honig zusammen von den Bienen zum „Bienenbrod" verknetet wird. Um die Thiere schon von fern auf die nektarbietenden Sexualorgane aufmerksam zu machen, werden zudem eigenartige Düfte und bunte Farben erzeugt. Die „Schauapparate" werden meist von den auffallend gefärbten Blüthenblättern oder von Kelchblättern (Nigella, Aconitum) bezw. vom Perigon (Lilien, Tulpe) geliefert, können aber auch von Hochblättern und Achsentheilen, die nicht unmittelbar zur Blüthe gehören, als extraflorale Schauapparate gebildet werden (Astrantia major, Richardia aethiopica, Melampyrum, Dalechampia, Bougainvillea spectabilis). Der Pollen der Insectenblüthler ist im Gegensatz zu dem der Windblüthler nicht staubartig trocken; seine Körner kleben vielmehr mittels öliger oder schleimiger Flüssigkeit an einander; in anderen Fällen hängen sie durch rauhe Oberflächen zusammen und können nur durch die Thiere von den Antheren abgestreift werden. Der Bau der Blüthen ist, wie Chr. Konr. Sprengel in seinem berühmt gewordenen Buche „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen" 1793 zuerst ausführlich beschrieb, aber so eingerichtet, dass die Pollenkörner nothwendig an bestimmten Körperstellen des nahrungsuchenden Thieres hängen bleiben und von ihm dann auf der klebrigen oder filzigen Narbe einer anderen Blüthe abgestreift werden. Die hierbei im Einzelnen auftretende Mannichfaltigkeit des Verfahrens ist geradezu unübersehbar, und die gegenseitigen Anpassungen der Blumen an die Körperformen und Gewohnheiten der verschiedensten Insecten grenzen an's Wunderbare. Es mag nur noch erwähnt werden, dass ausser dem Ernährungstrieb auch die Fortpflanzungsinstincte der Insecten von den Pflanzen ausgebeutet werden. Nicht wenige Pflanzen (Araceen, Stapelien, Aristolochien) verleiten durch das missfarbige Aussehen und den ausgesprochenen Aasgeruch ihrer Blüthen die Aasfliegen, ihre Eier auf denselben abzulegen; bei diesem Geschäft besorgen sie dann die Pollenübertragung für die Pflanze. Statt der Insecten sind es in Südamerika namentlich die flinken Colibris, welche als Befruchtungsvermittler eine grosse Rolle spielen. Neben den vogelblüthigen (ornithophilen) Pflanzen (Marcgravia nepenthoides, Feijoa-, Abutilon-Arten u. a.) verdienen auch die durch Schnecken bestäubten (malakophilen) Pflanzen einer kurzen Erwähnung. So sollen die Blüthen von Calla palustris und Chrysosplenium, auch die im Erdboden steckenden Blüthen der oft cultivirten Aspidistra, dem Zuthun von Schnecken ihre Bestäubung verdanken.

Selbstbefruchtung und Kreuzung. Wie wir sahen, ist es bei der sexuellen Fortpflanzung gegenüber der vegetativen auf Qualitätsänderungen abgesehen; diese werden aber am besten erreicht, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Einzelwesen abstammen. Gehören diese demselben Individuum an, so ist vermöge der Rückschlagserscheinungen (s. p. 243) zwar immer noch ein Nachkomme möglich, der von der vegetativ entstandenen Brut derselben Pflanze erheblich abweicht; eine immer neue Durchmischung mit anderen Artgenossen ist bei solcher Inzucht aber nicht gegeben. Es ist nun eine alte Erfahrung, nicht nur der Landwirthschaft und Thierzucht, sondern auch der Völker- und Familienkunde, dass fortgesetzte Inzucht zur Verschlechterung der Nachkommenschaft auch schon dadurch führt, dass kleine schädliche Abweichungen, die bei entsprechender Kreuzung ausgeglichen würden, sich summiren. Es stimmt mit dieser Erfahrung nun ganz überein, wenn wir bei der sexuellen Fortpflanzung im Pflanzenreich mannichfache, oft sehr complicirt erscheinende Einrichtungen finden, welche auf

eine Kreuzung (eine Verbindung der Sexualzellen verschiedener Individuen) hinarbeiten, selbst da, wo die Einzelwesen zweierlei Geschlechtsorgane zugleich tragen, also Zwitter sind, wie u. a. die meisten Phanerogamen.

Wenn wir trotzdem in einer Minderzahl von Fällen Selbstbefruchtung als Regel oder als Nothbehelf vorfinden, so beweist das, dass auch ohne die Vortheile der Mischung, also ganz wie bei vegetativer Vermehrung, die Fortpflanzung bestehender Formen unter den bestehenden Verhältnissen bei manchen Pflanzen ausreicht. Die Selbstbefruchtung erscheint aber bei dem sonst herrschenden Streben zur Kreuzung, so wie die Apogamie, als ein Rückschritt. Häufig führt aber die regelmässig erfolgende Selbstbestäubung nicht auch zur Selbstbefruchtung, indem der Pollen der eigenen Blüthe auf der Narbe nicht austreibt (selbst-sterile Blüthen), sondern nur derjenige anderer Individuen (Roggen, Corydalis cava, Lobelia fulgens, Verbascum nigrum, u. a.).

Fig. 217. Blüthenstand von Plantago media mit protogynischen Blüthen. Aus den mittleren noch geschlossenen Blüthchen ragt der bestäubungsfähige Griffel hervor (♀). Die unteren Blüthchen haben den Griffel bereits verloren, dafür aber die langen Staubblätter entfaltet (♂).

Die Abneigung zwischen den sexuellen Organen ein und derselben Blüthe geht bei gewissen Pflanzen sogar weit über diese Gleichgültigkeit hinaus, indem jene geradezu die Wirkung von Giften annehmen. So ist es von einigen Orchideen bekannt, dass die Bestäubung mit dem eigenen Pollen die Blüthe zum Absterben bringt, während in einzelnen Fällen der Pollen von der Narbenfeuchtigkeit der eigenen Blüthe in kurzer Zeit getödtet wird.

In anderen Fällen tritt Selbstbefruchtung ein, wenn eine Fremdbestäubung überhaupt nicht erfolgt oder sie geht auch neben dieser her (Weizen-Spielarten, Gerste, Canna, Viola-Arten, Linum usitatissimum u. v. a.). Bei manchen Familien kommen neben den grossen, auf Kreuzbefruchtung durch Insecten eingerichteten Blüthen kleine unscheinbare Blüthchen vor, die meist zwischen Blättern an der Erde verborgen sind, sich gar nicht entfalten und nur durch Selbstbefruchtung Samen tragen. Bei gewissen Pflanzen liefern diese kleistogamen Blüthen den reichlichsten Samen (Viola-Arten), bei anderen sind sie allein fruchtbar. (Polycarpum tetraphyllum besitzt ausschliesslich kleistogame Blüthen.) Da aber bei den meisten Arten neben der Selbstbefruchtung in kleistogamen Blüthen eine Kreuzung in den grossen offenen Blüthen erfolgt (Impatiens noli tangere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata u. a.), so stand wenigstens den Voreltern und steht den Nachkommen kleistogam erzeugter Geschlechter die Kreuzung offen.

Besondere Einrichtungen zur Kreuzung der Geschlechtszellen finden sich im ganzen Pflanzenreich von den niedersten bis zu den höchsten Formen.

Am sichersten wird natürlich die Selbstbefruchtung vermieden, wenn die Individuen eingeschlechtig sind, wenn also neben rein weiblichen rein männliche Exemplare bestehen. Solche diöcische oder zweihäusige Pflanzen sind in fast allen Pflanzenklassen von den niedersten Cryptogamen bis zu den höchstentwickelten Phanerogamen vertreten. (Niedere Algen und Fucus-Arten, Marchantia, Polytrichum-Arten, Equiseten, Taxus, Hanf, Hopfen, Dattelpalme u. s. w.). Bei monöcischen, einhäusigen Pflanzen sind männliche und weibliche Geschlechtsorgane zwar auch auf verschiedene Blüthen vertheilt, aber diese sitzen auf ein und derselben Pflanze. Eine Befruchtung

findet also da wenigstens zwischen verschiedenen Blüthen statt; meist ist die Kreuzung mit anderen Individuen aber auch hier durch Dichogamie gesichert.

Als Dichogamie bezeichnet man die ungleichzeitige Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Sexualorgane. Wenn die männlichen Sexualorgane vor den weiblichen oder die weiblichen vor den männlichen zur Reife und zur Befruchtung kommen, so wird auch bei morphologisch hermaphroditen (zwitterigen, zugleich männlichen und weiblichen) Blüthen Selbstbestäubung vermieden und die Kreuzung gesichert. Die monöcischen und hermaphroditen Pflanzen haben vor den diöcischen den Vortheil voraus, dass alle Individuen Samen bilden können, während bei den diöcischen die männlichen Stöcke für die unmittelbare Samenproduction verloren gehen. Durch Dichogamie wird die Kreuzung bei Zwittern aber in so einfacher Weise erreicht, dass sie bei sonst sehr wechselnder Befruchtungsweise eine ungemeine Verbreitung im Pflanzenreich besitzt. Je nach der Geschlechtsfolge unterscheidet man protandrische (proterandrische, androgynische) Pflanzen und protogyne (proterogyne, gynandrische) Pflanzen.

Die Protandrie, die Vorreife der männlichen Sexualorgane, ist die häufigere

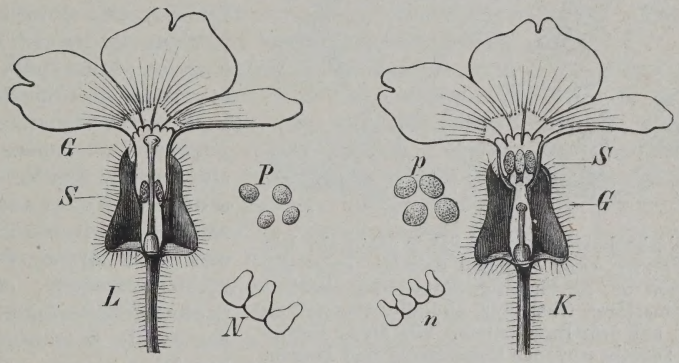

Fig. 218. Primula sinensis. Zwei heterostyle Blüthen von verschiedenen Stöcken. *L* langgriffelige, *K* kurzgriffelige Blüthenform, *G* Griffel, *S* Staubbeutel. *P* Pollenkörner, *N* Narbenpapillen der langgriffeligen, *p* und *n* Pollenkörner und Narbenpapillen der kurzgriffeligen Form. *P*, *N*, *p*, *n* bei 110facher Vergrösserung.

Form der Dichogamie. Sie ist an Blüthenpflanzen zu beobachten bei Geraniaceen, Campanulaceen, Compositen, Lobelien, Umbelliferen, Malvaceen, bei Epilobium, Digitalis u. v. a. Die Antheren öffnen sich hier zu einer Zeit und entlassen ihren Pollen, wenn die Narben derselben Blüthen noch unvollkommen entwickelt und nicht empfängnissfähig sind. Solche Blüthen können also nur mit dem Pollen anderer und zwar jüngerer Blüthen befruchtet werden.

Bei der selteneren Protogynie werden die Griffel mit ihren Narben empfängnissfähig, bevor die Staubbeutel derselben Blüthe ihren Pollen entlassen; sie sind, wenn letzteres eintritt, schon bestäubt und oft sogar schon welk oder abgeworfen, so dass die Blüthen im ersten weiblichen Stadium nur durch den Pollen älterer Blüthen befruchtet werden können (Anthoxanthum odoratum, Luzula pilosa, Scrophularia nodosa, Helleborus, Magnolia, Plantago media Fig. 217).

Schon merkwürdiger, weil auch mit Hülfe morphologischer und anatomischer Verschiedenheiten arbeitend, bewirkt die Heterostylie die Kreuzung. Das Wort, welches man mit „Verschiedengriffeligkeit“ übersetzen müsste, bezeichnet die Eigenthümlichkeit einiger Pflanzenspecies, ihre Narben und Staubbeutel auf verschiedenen Individuen in verschiedener Höhe zu entwickeln. Fig. 218 stellt zwei Blüthen von verschiedenen Stöckchen der chinesischen Primel (Primula

sinensis) dar. Die eine Blüthe (rechts) besitzt einen kurzen Griffel, welcher die Narbe in der halben Höhe der Blumenröhre trägt; die Staubbeutel sitzen aber oben am Eingang der Röhre. In der anderen Blüthe dagegen steht oben am Eingang die Narbe, auf der halben Höhe aber die Staubbeutel. In der kurzgriffeligen Blüthe sind ausserdem die Pollenkörner grösser, die Narbenpapillen kleiner, als in der langgriffeligen (Fig. 218 *p*, *P* und *n*, *N*). Den Grund für diese schon früher bekannten morphologisch-anatomischen Abweichungen sah man erst ein, als DARWIN entdeckte, dass hier eine Einrichtung zur Kreuzung vorliegt. Die Befruchtung hat nämlich dann den besten Erfolg, wenn Pollenkörner und Narben von demselben Stockwerk zusammenkommen, wenn also Pollen der langgriffeligen Blüthe auf die Narbe der kurzgriffeligen gelangt und umgekehrt. Bei solcher „legitimen" Befruchtung werden mehr und bessere Samen erzielt als bei „illegitimer", ja bei Linum perenne hat die legitime Befruchtung allein überhaupt Erfolg. Die legitime Befruchtung wird aber dadurch begünstigt, dass Insecten beim Blüthenbesuch gleichhoch gestellte Sexualorgane mit der gleichen Körperstelle berühren. Die Primeln besitzen Blüthen mit zweierlei Griffellängen (dimorphe Heterostylie), das Gleiche ist der Fall bei Pulmonaria, Hottonia, Fagopyrum, Linum. Man hat aber auch Blüthen mit trimorpher Heterostylie kennen gelernt (Lythrum Salicaria und Oxalis-Arten), wo bei zwei Staubblattkreisen ein dreifacher Höhenwechsel von Narben und Staubbeuteln gegeben ist.

Fig. 219. Blüthenbestäubung bei Salvia pratensis. Die Blüthe links, von einer Hummel besucht, zeigt das Herausbeugen der gekrümmten Staubblattconnective aus der helmartigen Oberlippe und die Abstreifung des Pollens auf dem Insectenleib. Die ältere Blüthe rechts mit zurückgezogenen Connectiven und langem Griffel. — Die innere Einrichtung des Bestäubungsapparates zeigen die kleinen Figuren *3* und *4* oben. Rechts (*4*) der Staubfadenapparat in Ruhestellung, die Connective in der Oberlippe liegend, links (*3*) beim Eindringen eines Insectenrüssels in der Richtung des Pfeils. *f* Staubfaden (Filament), *c* das wagebalkenartig an demselben drehbare Connectiv, *s* die den Blütheneingang sperrende blattartig entwickelte Antherenhälfte.

Bei einer grossen Zahl von Blüthen wird die Selbstbestäubung mechanisch unmöglich gemacht, indem der eigene Pollen durch die gegenseitige Lage der Sexualorgane verhindert wird mit der Narbe in Berührung zu kommen (Herkogamie). So liegen bei Iris die Staubbeutel unter den blumenblattartigen Griffeln, auf deren lippenartige Narbe der Pollen nur durch Insecten gebracht werden kann, wobei meist Kreuzung erfolgt. Bei Orchideen und Asclepiadeen verhindert die eigenartige Beschaffenheit der Pollenmassen, sowie ihre Stellung, die Selbstbefruchtung; ähnliche Beispiele liessen sich noch viele anführen. Fig. 219 zeigt die Blüthe der Wiesensalbei (Salvia pratensis), deren Staubbeutel in der Oberlippe verborgen sind, deren Griffel mit der zweispaltigen Narbe aber weit aus dieser hervorragt. Besucht eine Hummel diese Blüthe, um aus ihrem Schlunde den Honig zu saugen, so muss sie mit dem Rüssel zunächst die kleine Platte (*s*) aus dem Wege schaffen, die den Eingang sperrt und welche aus der Verwachsung zweier steriler, corollinischer Antherenhälften hervorgegangen ist. Diese befinden sich am kurzen Hebelarm des hier sehr langen staubfaden-ähnlichen Connectivs (*c*), an dessen langem Hebelarm die andere fruchtbare Antherenhälfte sitzt, und die so auf den Rücken der Hummel aufgestossen wird. Der Pollen bleibt dabei auf der

Haarbekleidung des Hummelrückens haften und wird auf einer anderen Blüthe an der Narbe abgestreift. Schöne Beispiele für Herkogamie finden sich weiterhin bei den Papilionaceen, bei Kalmia, deren Staubbeutel in Taschen der Kronröhre festgehalten werden, bei Vinca, Aristolochia u. a.

Bastarde, Hybride oder **Blendlinge.** Die Vereinigung von Sexualzellen erfolgt in der Regel nur dann, wenn sie von Individuen derselben Art abstammen; nur dann üben sie die erwähnte Fernwirkung auf einander aus, verschmelzen vollkommen mit einander und liefern ein entwicklungsfähiges Product. Die Geschlechtszellen von Laubmoosen und Farnen werden, von allem anderen abgesehen, sich schon deshalb nicht vereinigen, weil die Spermatozoiden der Laubmoose durch Zucker, die der Farne durch Aepfelsäure zu den weiblichen Organen gelockt werden. Bei den Phanerogamen können derartige Schwierigkeiten bereits auf verschiedenen Punkten des Pollenweges, auf der Narbe, im Griffel u. s. w. der Vereinigung im Wege stehen. — Jenes gewöhnlich zu beobachtende Verhalten bildet aber kein unabänderliches Gesetz, denn man hat gefunden, dass sich zuweilen auch die Sexualzellen verschiedener Spielarten, verschiedener Species, ja selbst verschiedener Gattungen zu einem entwicklungsfähigen Producte vereinigen können. Den so entstandenen Nachkommen nennt man einen Bastard.

Die Thatsache der Bastardbildung war in mehr als einer Beziehung wichtig für unsere wissenschaftliche Erkenntniss. Sie war es, welche die Sexualität der Pflanzen, an der man so lange gezweifelt hatte, erst unwiderleglich bewies. (In dieser Absicht wurden Bastarde in grosser Zahl von Kölreuter 1761 gezogen.) Andererseits zeigte sie aber auch erst die ganze wahre Bedeutung der geschlechtlichen Vereinigung, nämlich die Vermischung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften, denn in den Bastarden sah man Zwischenformen der beiden verschiedenen Stammeltern entstehen, die entweder zwischen beiden genau die Mitte hielten oder in manchen Eigenschaften mehr dem Vater, in anderen mehr der Mutter glichen. Selten nur kommt es vor, dass der Bastard bis auf verschwindende Merkmale wieder ganz dem Vater oder der Mutter ähnlich sieht. In diesem Falle bleiben die Eigenschaften der einen Stammform latent, können aber in den Nachkommen unverhofft durch Atavismus zum Vorschein kommen. Häufig ist die Durchdringung der Eigenschaften aber eine vollständige. Hat die eine Art ganzrandige Blätter, die andere Art gefiederte, so trägt der Bastard eine Mittelform, nämlich eichen-ähnlich gebuchtete Blätter. Hat der Vater rothe Blüthen, die mütterliche Form aber gelbe, so bringt der Bastard häufig Blüthen hervor, die entweder roth und gelb gescheckt (Mosaik-Bastarde), oder orangefarbig sind. Wird eine früh blühende Form mit einer spät blühenden gekreuzt, so liegt die Blüthezeit des Bastards in der Mitte u. s. w. Es war nun auf einmal klar, dass sowohl die männlichen als auch die weiblichen Zellen ihre vererbten Eigenschaften dem Nachkommen übertragen und in demselben vermischen, dass nicht, wie man früher glaubte, die männliche Befruchtungssubstanz nur den äusseren „Anstoss“ zur Entwicklung der Eizelle giebt. Auch in der freien Natur fand man hierauf eine ganze Anzahl natürlich entstandener Bastarde bei besonders dazu neigenden Pflanzen vor. Dass hybride Formen hier aber nicht noch häufiger sind, liegt einmal am Mangel zeitlicher oder räumlicher Gelegenheit zur Bastardirung, andererseits aber auch daran, dass der Pollen der eigenen Art bei gemischter Bestäubung meist vor anderem bevorzugt wird und allein zur Wirkung kommt.

Je näher sich die Formen stehen, desto leichter bilden sie im Allgemeinen auch Hybride, doch ist das keine durchgängige Regel. Manche Familien neigen leichter dazu (Solanaceen, Caryophyllaceen, Irideen u. s. w.), andere bilden nur

schwierig Bastarde oder überhaupt nicht (Papilionaceen, Coniferen, Urticaceen, Convolvulaceen u. s. w.). Dasselbe abweichende Verhalten findet sich unter verwandten Gattungen und Arten vor. Weinreben, Weiden, Dianthus-Arten sind leicht, Silene-Arten schwer, die von Nicotiana, Verbascum, Geum leicht, die Arten von Solanum, Linaria, Potentilla dagegen schwer unter einander zu bastardiren. Eine Hybridisirung von nahe verwandten Arten will oft nicht gelingen (z. B. Apfel- und Birn-Baum), dagegen lassen sich Pfirsich mit Mandel, ja sogar Species der verschiedenen Gattungen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Aegilops und Triticum kreuzen, je nach ihrer „sexuellen Affinität".

Abgeleitete Bastarde entstehen, wenn Bastarde unter einander oder mit der einen oder anderen Stammform wieder gekreuzt werden. Auf diese Weise hat man bei Weiden sechs Species, bei Reben noch mehr Arten in einem abgeleiteten Bastard vereinigen können. Nur in seltenen Fällen erhält sich übrigens die Form der Bastarde in den Nachkommen bei gegenseitiger Befruchtung constant; diese zeigen vielmehr häufig die Neigung, in ihre Stammformen wieder zurückzuschlagen.

Bei Bastarden treten drei bemerkenswerthe neue Eigenschaften auf, welche nicht durch Mischung der elterlichen entstanden sind. Es sind dies: Eine veränderte Fruchtbarkeit, grössere Neigung zu Abänderungen in Gestalt und Lebenserscheinungen (Varietätenbildung) und oft eine üppigere Gestaltentfaltung („luxurirendes Wachsthum"). Die Fruchtbarkeit ist oft so weit herabgesetzt, dass Bastarde unfruchtbar sind (daher „Blendlinge") und sich sexuell nicht fortpflanzen; dies ist um so mehr der Fall, je weiter sich die Stammeltern in der Verwandtschaft standen. — Die Variabilität der Nachkommen wird oft stark gesteigert, besonders bei der Kreuzung verschiedener Spielarten unter einander. — Bastarde auch von nahe verwandten Arten bilden häufig kräftigere Vegetationsorgane, blühen früher, länger und reichlicher als die Stammeltern, und dabei sind die Blüthen oft grösser, prächtiger und zur Füllung geneigt. Dieses luxurirende Wachsthum und die gesteigerte Neigung zu Abänderungen machen die Bastarde ganz besonders werthvoll für die Gärtnerei und die Landwirthschaft.

Ob bei vegetativer Vereinigung zweier Pflanzenkörper, wie beim Pfropfen und Copuliren, unter Umständen Mischformen (Pfropfhybride) entstehen können, wie man beobachtet haben will, ist fraglich und nicht sehr wahrscheinlich, denn in allen genau controllirten Fällen bewahrten die vegetativ verbundenen Formen ihre Selbstständigkeit (p. 196).

Der Generationswechsel.

Bei den niederen Cryptogamen sowohl wie bei den Phanerogamen können vegetative und sexuelle Fortpflanzung entweder neben einander hergehen oder sie wechseln doch ziemlich regellos mit einander ab. Nachdem bei Pilzen und bei Algen viele Generationen auf vegetativem Wege erzeugt wurden, können mit einem Male und ganz überraschend Sexualorgane auftreten. Sowohl die eine wie die andere Fortpflanzungsweise liefert jedoch äusserlich ähnliche Nachkommen. Obwohl nun hier geschlechtlich entstandene und ungeschlechtlich enstandene Nachkommen in der ganzen Generationsreihe von Zeit zu Zeit abwechseln, so spricht man hier doch nicht von eigentlichem Generationswechsel. Man hat diese Bezeichnung vielmehr nur für die Fälle angewandt, wo ein regelmässiger Wechsel zwischen vegetativ entstandenen und sexuell entstandenen Generationen auftritt, und diese beiden Generationen eine sehr verschiedene Organisation erhalten.

Ein Farnkraut erzeugt nur ungeschlechtliche Sporen; aus diesen geht aber keineswegs wieder ein Farnkraut bei der Keimung hervor, sondern ein ganz anders aussehendes winziges Pflänzchen, welches ohne Stamm und Blätter, ohne Gefässbündel und ohne jegliche innere Differenzirung bleibt. Das ist das sogen. Prothallium. Dieses erzeugt nun aber seinerseits Sexualorgane mit Spermatozoiden und Eizellen, aus denen nach der Befruchtung sich wieder grosse Farnpflanzen entwickeln. In ähnlicher Weise wechselt eine geschlechtliche mit einer ungeschlechtlichen Generation bei den Moosen, den Hydropteriden, den Schachtelhalmen und den Lycopodinen. Bei den letztgenannten liefert, ebenso wie bei den Farnen, die grosse hochentwickelte Pflanze auf vegetativem Wege aus Sporen ein Prothallium, dies auf sexuellem Wege dagegen wieder einen Schachtelhalm, oder ein Lycopodium u. s. w. Bei den Schachtelhalmen sind die Sporen alle äusserlich gleich; aus den einen gehen aber rein männliche, aus den anderen weibliche Prothallien hervor. Bei den Hydropteriden und bei den heterosporen Lycopodinen (Selaginellen, Isoëten) sind dagegen diejenigen Sporen, welche männliche Prothallien liefern, kleiner und zahlreicher als die, aus welchen weibliche Prothallien hervorgehen. Man hat deshalb die ersteren als Mikrosporen, die letzteren als Makrosporen bezeichnet. Dabei treten die Prothallien oft gar nicht mehr als selbstständige Pflänzchen aus der Spore heraus, sondern entwickeln sich ganz im Innern der Sporen und legen nur die Sexualzellen zur Befruchtung frei. So kommt es, dass die männlichen Sexualzellen im Innern der Mikrospore und die Eizellen im Innern der Makrospore erzeugt werden. Die eine im Generationswechsel sonst frei auftretende Generation wird also dadurch, dass sie in den Sporen geborgen bleibt, bei diesen höheren Gefässcryptogamen versteckt gehalten. Noch mehr unterdrückt ist aber diese, die Geschlechtszellen erzeugende Generation bei den Phanerogamen (den Gymnospermen und Angiospermen). Trotz ihrer, bis zur Unkenntlichkeit gehenden Reduction hat man sie aber auch hier entdeckt, und gefunden, dass die Pollenkörner der Phanerogamen völlig den vegetativ entstandenen Mikrosporen der Gefässcryptogamen entsprechen, in denen die männlichen Sexualzellen durch Theilung abgeschieden werden. Der Embryosack der Phanerogamen entspricht andererseits ganz der ungeschlechtlich erzeugten Makrospore, in der sich neben mehr oder weniger reducirtem Prothallium (Synergiden, Antipoden) die weibliche Sexualzelle (die Eizelle) bildet. Die junge Pflanze (der Embryo) entsteht dann hier, ganz wie z. B. bei Selaginella, in der Makrospore, d. h. dem ihr entsprechenden Embryosack. Wenn man näher zusieht, so findet man einen Generationswechsel also auch bei den Phanerogamen; Hofmeister, der Entdecker dieser bedeutsamen Thatsache, hat diese Verhältnisse geistreich auf den genetischen Zusammenhang der höheren mit den niederen Pflanzen, der Phanerogamen mit den Gefässcryptogamen, bezogen.

Besonders scharf treten im Generationswechsel die wesentlichen Aufgaben der beiden Vermehrungsweisen, so die quantitative der vegetativen Fortpflanzung in der ausserordentlichen Vermehrung, die qualitative in der sexuellen Mischung, hervor: Zu vielen Tausenden zählen die vegetativ erzeugten Sporen, welche ein einziges Farnblatt ausstreut. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der folgenden Generation wird dagegen von einem Prothallium selten mehr als **ein** neues Einzelwesen gebildet, aber dieses ist bei der Dichogamie der Prothallien werthvoll als Kreuzungsproduct.

Wie eine Farn-Pflanze gelegentlich unmittelbar und unter Umgehung des Sexualactes aus dem Prothallium durch Sprossung hervorgehen kann (p. 245), so kommt es ausnahmsweise auch vor, dass die Sporenbildung übergangen wird und die Prothallien unmittelbar aus dem Farn-Blatt hervorsprossen (Aposporie bei Varietäten von Athyrium, Aspidium).

Verbreitung und Keimung der Samen.

Wenn die Samen bei ihrer Lostrennung von der Mutterpflanze einfach auf die Erde herabfielen, so wären die Keimpflanzen wieder zu Hunderten auf den von der Mutterpflanze besetzten Platz angewiesen; sie kämen dadurch aber alle in sehr ungünstige Verhältnisse und müssten sich gegenseitig zu Grund richten. Die Verbreitung der Samen ist deshalb eine Nothwendigkeit, wobei zwar ein mehr oder minder grosser Bruchtheil ganz dem Verderben preisgegeben wird, ein anderer Bruchtheil aber in zuträgliche Verhältnisse gelangt und dabei in die Lage kommt, sich neue geeignete Vegetationsgebiete zu erschliessen.

Zur **Verbreitung** der Samen bedient sich die Pflanze ganz derselben Transportmittel wie für die Uebertragung ihres Pollens, also vornehmlich der Luft- und Wasserströmungen, eigener Schleudervorrichtungen und des Transportes durch Thiere. Dazu kommen jetzt auch, und nicht zum wenigsten, die menschlichen Transportmittel in Gestalt von Eisenbahnen und Schiffen hinzu.

Der weitaus vorwiegenden Verbreitung durch Luftströmungen dienen die mannichfaltigsten Einrichtungen, welche die Oberfläche für den Luftwiderstand, also die „Segelfläche", bei geringem Körpergewicht vergrössern.

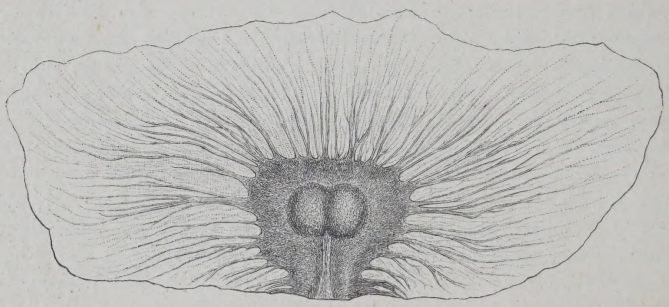

Fig. 220. Geflügelter Same von Bignonia mucronata in natürlicher Grösse.

Dahin gehört die Behaarung der Samen und Schliessfrüchte, wie der von Gossypium, Epilobium, Populus, Typha, Clematis, Salix, der Früchte der Compositen mit ihrem Pappus, der von Valeriana u. v. a. Solche leichte Samen sieht man oft vom leisesten Windhauch fortgetragen werden. Verglichen mit dem freien beschleunigten Fall im leeren Raum beträgt bei der gleichmässigen Fallgeschwindigkeit derartiger Samen die Fallverzögerung durch den Luftwiderstand (welche ja der Verbreitung durch Wind denselben zu Statten kommt) bei Cynara Scolymus bereits in der ersten Secunde das Sechsfache. — Eine weitere Segeleinrichtung ist in der Ausbildung flügelartiger Anhänge gegeben. Diese können von einzelnen vergrösserten Kelchblättern (Dipterocarpus), von dem Fruchtknoten (Acer, Fraxinus, Ulmus, Polygonum, Hülsen von Robinien, Gleditschien, Früchte mancher Umbelliferen), oder von dem Samen selbst, wie bei den Flügelsamen der Bignonien (und mancher Ternströmiaceen) geliefert werden. Fig. 220 stellt den Samen einer Bignonie mit prachtvollen seidenglänzenden Flügeln in natürlicher Grösse dar; der Schwerpunkt dieses Samens ist so gelegen, dass derselbe in nahezu wagerechter Bahn in leicht schaukelndem Fluge wie ein Tagfalter dahin schwebt. Sehr ähnlich sind die Samen bei der Cucurbitacee Zanonia ausgebildet. Bei den Linden ist es das mit dem Blüthenstand verwachsene Trag-

blatt, welches den Früchten als Flugorgan erhalten bleibt und bei den Flügelsamen der Tannen wird der Flügel vom Gewebe der Fruchtschuppe abgegeben. Der Segelflug der Samen und Früchte mit einseitiger Beflügelung erfolgt meist unter fortwährender schraubiger Umdrehung; sie steigen also nicht geradlinig, sondern wie auf einer flachen Wendeltreppe ab, wodurch eine weitere Verzögerung im Fall erreicht wird. Diese beträgt nach DINGLER bei den Samen der genannten Bignonia bereits in der ersten Secunde das Dreissigfache des freien Falls, bei Pinus silvestris noch das Siebenfache. — Wie das Schweben der Nebeltröpfchen und der Staubtheilchen gegenüber dem raschen Fall dicker Wassertropfen und anderer grösserer Körper lehrt, begünstigt die Kleinheit der Fortpflanzungskörper ebenfalls den Segelflug durch die relative Vergrösserung der Oberfläche gegenüber dem Volumen. Mikroskopisch kleine Pilze, Sporen und Bacterien werden daher leicht von bewegter Luft weiter getragen. (Bei den Sporen von Lycoperdon caelatum fand DINGLER eine Fallverzögerung bis auf das Tausendfache, die sich aber nach NÄGELI theoretisch nur so erklären lässt, dass eine der Spore adhärirende unbewegliche dünne Luftschicht die Widerstandsfläche derselben noch vergrössert.)

Samen und Früchte, die sich lange schwimmend erhalten, werden durch Wasserströmungen oft weit fortgeführt. Sie sind bei Strandgewächsen häufig mit Vorrichtungen wie wasserdichtem Schwimmgewebe, mit grossen, als Schwimmblasen dienenden Luftlücken u. s. w. versehen, welche ihre Verbreitung auf weite Entfernungen durch die Meeresströmungen ermöglichen. So bringt der Golfstrom die Samen westindischer Gewächse bis nach Norwegen, und Cocospalmen treten gewöhnlich als erste Vegetation auf einsamen Corallen-inseln auf.

Thiere werden zu Verbreitern von Pflanzensamen erstens dadurch, dass sie die wohlschmeckenden und oft durch ihre Farben auffallenden Früchte verzehren und die unverdaulichen Samen in keimfähigem Zustand wieder von sich geben. Zweitens verschleppen sie Früchte und Samen, die sich mit Haken und Borsten in ihrer Bekleidung festsetzen, bis sie anderswo wieder abgestreift werden (Lappa, Galium Aparine, Bidens, Echinospermum, Xanthium, sowie die in Schafswolle so häufigen, irrthümlich als „Wollläuse“ bezeichneten Früchtchen von Medicago minima). Andere Samen bleiben durch Klebestoffe haften, wie z. B. die der Mistel, welche von Vögeln, die das Fruchtfleisch verzehren, mit dem Schnabel an Baumästen abgestreift werden. Die fast universelle Verbreitung mancher Süsswasserpflanzen über weit entlegene Gebiete ist nur durch Vermittlung der Wasservögel denkbar.

Menschliche Transportmittel aber haben, zumal seit der Hebung des Weltverkehrs durch Eisenbahnen und Dampfschiffe, in die Verbreitung der Gewächse geradezu umwälzend eingegriffen. Werthvolle Nutzpflanzen sind so über alle Erdtheile verbreitet worden; aber auch die Unkräuter sind diesen auf gleichem Wege gefolgt und manch' zufällig verschleppter Same findet dank jener menschlichen Transportmittel in weit entlegenen Continenten eine ungewohnte Keimstätte.

Das Fortschleudern von Sporen und Samen geschieht entweder durch die plötzliche Auslösung von hygroskopischen oder von Turgor-Spannungen. Es wurde bereits erwähnt, dass das Capillitium der Myxomyceten und die Elateren der Lebermoose die Ausstreuung der Sporen besorgen und dass die Fruchtschalen des Buchses (Buxus) die glatten Samen so quetschen, dass sie fortgeschleudert werden wie eine zwischen den Fingerspitzen gepresste Bohne. Beim Auseinanderspringen der trockenen Früchte von Hura crepitans soll der Urwald wie von einem Pistolenschuss widerhallen und die Theilstücke sollen wie Bombensplitter umherfliegen. Turgorkräfte, verbunden mit der Elasticität

der Membranen, liefern die Spannungen beim Abschleudern der Sporangien von Pilobolus und beim Ausschleudern der Ascosporen mancher Ascomyceten. — Plötzlich ausgelöste Gewebespannungen führen zum Platzen der Früchtchen und zur plötzlichen Aufrollung der Fruchtblätter bei Impatiens, wodurch die Samen heftig fortgeschnellt werden. Bei der Spritzgurke (Momordica elaterium) und der Eselsgurke (Ecballium) dagegen ist die Fruchtwand von dem breiigen Fruchtfleisch wie die Wand eines Gummiballs gedehnt; trennt sich dann bei der Reife der Fruchtstiel los, der wie ein Champagnerpfropf in der Fruchtwand sass, dann spritzt der breiige Inhalt sammt den Samen mit grosser Gewalt ins Weite. — Die wenigen hier angeführten Beispiele können jedoch nur einige der gebräuchlichsten oder der merkwürdigsten Verbreitungsmittel in Erinnerung bringen.

Ist aber auf irgend eine Weise für die Verbreitung gesorgt, dann muss die Keimung vorbereitet werden.

Die Keimung hat als erste Bedingung, dass der Same auf seiner Wanderung lebensfähig geblieben ist. Der geringe Wassergehalt sowie das Stillstehen der auffallendsten Lebensäusserungen machen den ruhenden Keim an sich widerstandsfähig. Feste, dichte Umhüllungen schirmen ihn zudem vor mechanischer Zerstörung. Das zweite Erforderniss ist das Unterbringen in der Erde, was durch Bodenrisse, durch Wind, Regen und Thiere gefördert wird. Der Befestigung des Samens im Erdreich, welche auch für das Abstreifen der Samenschalen oft von grosser Wichtigkeit ist, dienen mannichfache Structuren der Oberfläche: Rillen, Kämme, Stacheln und Haare, welch' letztere sich zum Theil hygroskopisch spreizen. Besonders schöne Einrichtungen zur Unterbringung der Samen liegen bei den Früchtchen von Geraniaceen (Erodium, Fig. 200) und Gramineen (Stipa, Avena sterilis und Aristida-Arten) vor, die sich durch hygroskopische Torsionen und mit Hülfe steifer, rückwärts gerichteter Borsten in den Boden einbohren. Bei Trifolium subterraneum und bei Arachis hypogaea besorgen diese Aufgabe die durch ihren Geotropismus in die Erde eindringenden Fruchtstiele, während die Samenkapseln der Linaria cymbalaria von den lichtabwendigen Fruchtstielen in Mauer- und Felsspalten eingeführt werden. Nüsse, Eicheln und dergl. nahrhafte Samen aber werden nicht selten von Eichhörnchen, Eichelhähern und anderen Thieren als Wintervorrath in die Erde vergraben, wonach sie oft vergessen werden und keimen. Die Keimlinge der Mangrove-Bäume, Rhizophora und Bruguiera, gelangen auf eine sehr merkwürdige Art in den Boden. Sie durchbrechen mit ihrer sehr langen und kräftigen Pfahlwurzel die reife Frucht noch während sie am Baume hängt, lösen sich dann entweder von ihren Cotyledonen oder von ihrem Fruchtstiel los, fallen ab und bohren sich dadurch wie ein Spiess in den schlammigen Untergrund, in dem sie, aufrecht steckend, sofort weiterwachsen können. Ein in doppelter Weise wirksames Befestigungsmittel im Boden besitzen manche Samen und Früchte, deren Oberflächenzellen zu mehr oder minder voluminösen Gallerthüllen verquellen. Quitten-Samen, Lein-Samen, Samen von Plantago, von Cruciferen, Früchtchen von Salvia Horminum, Samen von Cuphea und Cobaea (in deren Schleimzellen zum Theil auch zierliche Verdickungsbänder aufgerollt sind) liefern die bekanntesten Beispiele für derartige Schleimhüllen, die ausser der Befestigung auch der Wasserversorgung dienen, da sie das aufgesogene Wasser nachhaltig festhalten oder gar hygroskopisch anziehen (wie das Viscin der Mistel-Beeren). Auch Fruchthüllen können andererseits durch ihre schwammartige Beschaffenheit als Wasserbehälter dienen (Reife Früchtchen von Tropaeolum, Poterium spinosum, Medicago terebellum).

Im Boden quillt der Same rascher oder langsamer auf, um dann sofort

oder nach längerer Ruheperiode, die oft von verspäteter Quellung, seltener von der nachträglichen Erstarkung des Embryos abhängt, zu keimen. Die Samen mancher Coniferen keimen erst nach mehreren Jahren. Gewisse Pflanzen bringen neben Samen, die im ersten Jahre keimen, andere mit verlängerter Ruheperide hervor (Trifolium pratense, Robinia Pseud-Acacia, Cytisus Laburnum, Reseda lutea, Dianthus-Arten u. a.). Auch unter günstigsten Bedingungen keimen solche Samen erst nach Jahren. Der Keimverzug kann aber auch durch äussere Bedingungen hervorgerufen werden und unbeschadet der Keimfähigkeit Jahrzehnte lang dauern. So sah Peter neuerdings aus einem Waldboden, welcher 46 Jahre vorher Ackerland gewesen war, sofort eine Reihe Ackerunkräuter aufgehen, als die Bedingungen für deren Keimung hergestellt wurden.

Die Keimung wird, nach den Beobachtungen von Klebs, eingeleitet durch echte Wachsthumsvorgänge; durch dieselben erfolgt erst die Sprengung der Samenhülle. Diese geschieht entweder von dem durchbrechenden Würzelchen, oder wird an dessen Stelle (bei vielen Monocotylen) vom Cotyledon besorgt. Bei anderen Samen geht dem Austreiben des Embryos das Oeffnen der Schale durch das wachsende Endosperm- oder Keimblattgewebe voraus. Bei sehr harten und nicht aus zwei, durch Innendruck leicht trennbaren Hälften bestehenden Samenhüllen, wie sie z. B. bei Kirschkernen, Wallnüssen vorliegen, sind oft besondere Stellen zum Austritt der Keimpflanze vorgebildet. An den grossen und oft sehr harten Samenhüllen mancher Palmen lassen sich diese Stellen leicht finden. An der Spitze der Cocosnuss findet man drei solcher Durchlassstellen für Embryonen vorgesehen, indem an diesen Orten der Schale die Bildung von Steinzellen unterblieben ist. Hinter dem dünnsten dieser Flecke findet man den kegelförmigen Embryo im Endosperm stecken. Durch die ungemein feste und dicke Samenschale einer anderen Cocospalme, der Cocus lapidea, führen drei lange hohle Keimkanäle, und der Keimling von Acrocomia sclerocarpa braucht nur einen leicht befestigten Pfropf aus der dicken harten Steinschale vor sich her zu schieben (Fig. 221). Aehnliche Vorkehrungen sind bei Pandanus, Canna, Typha, Potamogeton und manchen Dicotylen (Tetragonia expansa, Medicago, Onobrychis-Arten und Portulaca-Arten) getroffen. — Das Eindringen der Keimpflanze in den Boden erfolgt durch die Streckung der Hauptwurzel oder des hypocotylen Stengelgliedes oder aber, wie bei vielen Monocotylen, zunächst durch den geotropischen Cotyledon selbst. Ist der absteigende Theil durch Wurzelhaare oder Seitenwurzeln völlig befestigt, dann erfolgt das Durchbrechen der Erde nach oben. Dabei bleiben die Keimblätter unterirdisch in der Samenhülle stecken oder aber sie entfalten sich oberirdisch. Das erstere ist oft der Fall, wenn die Keimblätter selbst mit Reservestoffen gefüllt sind (Phaseolus multiflorus, Aesculus, Quercus) oder aber dazu dienen die Nährstoffe des Endosperms aufzusaugen (bei Palmen; Scutellum der Gräser). Häufiger werden die mit Nährstoffen gefüllten, oder auch dünnen ergrünenden Keimblätter über die Erde erhoben, oft, nachdem sie vorher noch den Inhalt des Endosperms aufgenommen haben; unterirdisch geschieht das bei vielen Monocotylen, wie auch bei Ricinus u. a., oberirdisch bei vielen Coniferen. — Die Befreiung der Keimblätter aus der Samenschale wird durch das peitschenförmig umgebogene Ende

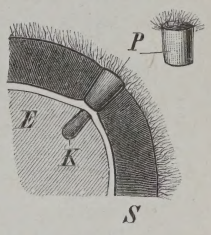

Fig. 221. Schnitt durch den oberen Theil der Frucht von Acrocomia sclerocarpa. *S* die harte Steinschale, *P* der Pfropf darin, welcher von dem Keimling *K* bei der Keimung leicht hinausgeschoben wird, *E* Endosperm. Nach Pfitzer.

des hypocotylen Glieds besorgt, oder aber es ziehen die ebenso gekrümmten Keimblattstiele die Keimblätter aus den Hüllen heraus (Smyrnium, Delphinium). Die Hüllen werden dabei oft noch mit Hülfe einer Anschwellung am Hypocotyl (Kürbis u. a.) weiter aufgerissen. Sehr häufig folgt der oberirdischen Entfaltung der Blättchen eine Verkürzung der Wurzeln, verursacht von einer Querschwellung derselben. Dadurch wird das Keimpflänzchen noch einmal tiefer in den Boden hinein gezogen und sicherer befestigt. Aber auch ältere Pflanzen, so zumal solche mit grundständiger Blattrosette, werden durch derartige Wurzelverkürzung, trotz ihres Fortwachsens nach oben, immer dicht am Boden gehalten.

Ist für ausreichende Befestigung im Boden gesorgt und sind die ersten grünen Blättchen in gesicherter Lichtstellung entfaltet, dann ist die junge Pflanze zur Ernährung und Weiterentwicklung selbstständig befähigt und in der ferneren Entwicklung auf eigene Thätigkeit und eigene Fähigkeiten angewiesen.